ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 88

10

ОКТЯБРЬ

Санкт-Петербург
„НАУКА"
2003

УДК 581.4 + 581.135.4

© А. Е. Васильев

ПОЧЕМУ ВЫДЕЛЯЕТСЯ НЕКТАР? О МЕХАНИЗМЕ НЕКТАРОВЫДЕЛЕНИЯ

A. E. VASSILYEV. WHY IS NECTAR EXUDED? ON THE MECHANISM OF NECTAR RELEASE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vas@kd1537.spb.edu

Поступила 13.05.2003

На основании данных об ультраструктуре клеток и физиологии нектарников, механизмах трансмембранного переноса сахаров предложена универсальная, апоплазматическая гипотеза нектаровыделения. Сущность ее состоит в том, что сахара и минорные компоненты нектара транспортируются по апоплазме нектарника путем сплошного потока под давлением. Давление создается в результате поступления в апоплазму клеток нектарника воды благодаря активному транспорту (секреции) сахаров нектара из симплазмы в апоплазму с помощью переносчиков — антипортеров. Сахара преднектара переносятся из флоэмы по симплазме (через плазмодесмы) путем диффузии.

Ключевые слова: нектарники, транспорт сахаров, апоплазма, секреция.

Нектар — продукт секреции нектарников — представляет собой водный раствор сахаров с примесью других веществ — аминокислот (Fahn, 1979). Источником сахаров, многих других растворенных веществ и часто воды нектара служат ситовидные трубки, обычно располагающиеся в самом нектарнике, и по существу нектар — это флоэмный сок, модифицированный секреторными клетками нектарника (Lüttge, Schnepf, 1976). Поэтому выделение нектара представляет собой один из путей разгрузки ассимилятов из флоэмы, специфика которого состоит в том, что ассимиляты не утилизируются, как в других нефототрофных частях растения, а выводятся из него.

В настоящее время нектарники являются объектами многочисленных исследований по самым различным направлениям (классификация, анатомия, ультраструктура и эволюция нектарников, взаимодействие с опылителями, динамика нектаровыделения, нектаропродуктивность, состав и концентрация нектара и др.). По всем этим направлениям достигнут значительный прогресс. Однако такая ключевая проблема, как механизм нектаровыделения, до сих пор не получила однозначного решения. Существует несколько гипотез (Lüttge, Schnepf, 1976; Fahn, 1979; Pate et al., 1985; Robards, Stark, 1988; Vesprini et al., 1999), но они не дают четкого ответа на вопрос, почему выделяется нектар. В 1969 г. мною (Васильев, 1969) была предложена апоплазматическая гипотеза нектаровыделения, согласно которой сахара нектара переносятся в основном по апоплазме — свободному пространству клеточных оболочек и межклетникам нектарника. В пользу этой гипотезы свидетельствовали, в частности, малая частота плазмодесм между секреторными клетками (по глазомерной оценке) и даже наличие нектарников с так называемой закрытой нектарной флоэмой (Figier, 1972), характерной для видов с апоплазматической загрузкой ассимилятов в листьях. В настоящем сообщении предлагается модифицированная апоплазматическая гипотеза транспорта нектара, которая дает ответ на поставленный в заголовке статьи вопрос. Она учитывает современные данные и представления о механизмах транспорта веществ у растений, ультраструк-

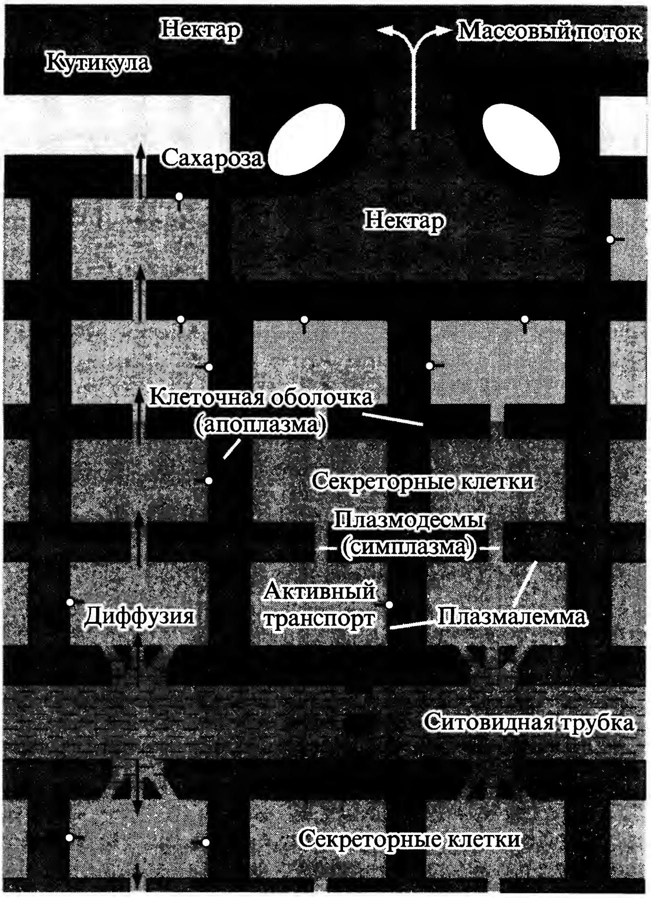


Рис. 1. Механизм транспорта сахаров нектара в нектарниках с устьицами и терминальной флоэмой в виде внепучковых ситовидных трубок.

5 градаций серого цвета отражают относительную концентрацию сахаров: 1) в апоплазме и нектаре (максимальная), 2) в содержимом ситовидных трубок (флоэмном соке), 3) в цитоплазме секреторных клеток около ситовидных трубок, 4) в цитоплазме секреторных клеток на удалении от трубок, 5) в эпидерме (минимальная). Простые стрелки указывают направление диффузии сахаров преднектара по симплазме (через плазмодесмы), стрелки с кружком — активный транспорт (секрецию) сахаров из симплазмы в апоплазму через плазмалемму. Нектар движется по апоплазме массовым потоком под давлением в подустьичные полости, откуда через постоянно открытые устьичные щели поступает на поверхность нектарника. Оболочки клеток (апоплазма) намеренно утолщены.

турные данные по нектарникам и тот факт (Baker et al., 1978; Durkee, 1983; Pate et al., 1985), что концентрация сахаров в нектаре превышает таковую во флоэмном соке. В кратком виде эта гипотеза была опубликована ранее (Vassilyev, 2002).

Суть данной гипотезы представлена на схеме (рис. 1) фрагмента среза типичного нектарника. Показаны эпидерма с характерными для нектарников многих растений постоянно раскрытыми устьицами (Davis et al., 1998; Fahn, Shimony, 2001, и др.) и редуцированной (по сравнению с листом) подустьичной полостью, секреторная ткань. Нектар заполняет подустьичную полость и вытекает на поверхность через устьичную щель. Для примера взято растение, у которого в сахарах нектара преобладает сахароза. Источник сахаров, воды и других компонентов нектара изображен в виде ситовидной трубки. Такие внепучковые ситовидные элементы обнаружены в нектарниках некоторых растений (Васильев, Котеева, 2003). Представленная модель иллюстрирует тот очевидный факт, что нектар выделяется из апоплазмы в капельно-жидкой форме под давлением сплошным потоком, когда сахара переносятся вместе с водой, а не путем

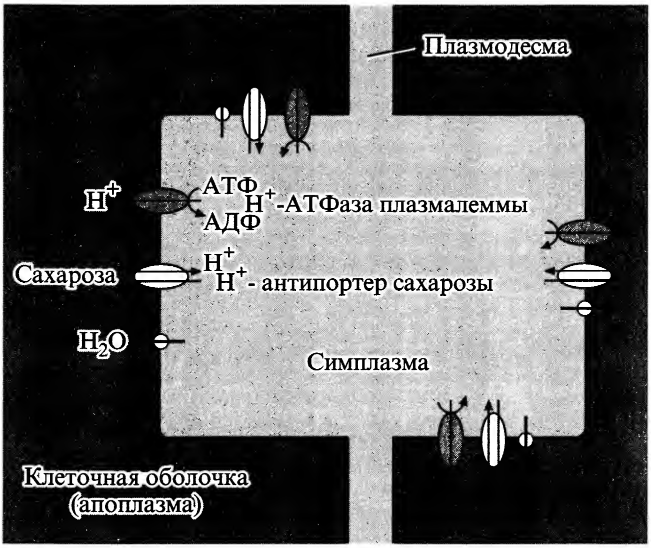


Рис. 2. Молекулярные механизмы выделения компонентов нектара (сахаров и воды) из секреторной клетки.

Сахара нектара переносятся из симплазмы в апоплазму против градиента концентрации с помощью переносчиков — антипортеров, по которым одновременно в противоположном направлении по градиенту через плазмалемму входят протоны. H^+-АТФаза (протонный насос), расположенная, как и антипортеры, в плазмалемме, осуществляет активный (против градиента концентрации) транспорт протонов в апоплазму, используя энергию АТФ и обеспечивая движущую силу для транспорта сахаров. Разница в концентрации сахаров в апо- и симплазме отражена в интенсивности серого цвета. Вода через аквапоры в плазмалемме выделяется по осмотическому градиенту в апоплазму, что создает в последней гидростатическое давление, необходимое для обеспечения сплошного потока нектара на поверхность.

диффузии сахаров, как считалось (Fahn, 1979), когда молекулы сахаров движутся независимо от воды. Оболочки клеток, составляющие апоплазму, намеренно утолщены.

Для того чтобы массовый поток нектара по апоплазме происходил, концентрация сахаров в ней должна быть выше, чем в симплазме, и даже выше, чем в ситовидных трубках, по которым также идет массовый поток ассимилятов (Вилленбринк, 2002). Из того, что концентрация сахаров в апоплазме максимальная, следует, что в нее идет активный (т. е. против градиента концентрации) транспорт (стрелки с белым кружком) сахаров через плазмалемму из симплазмы. В этом транспорте участвуют все секреторные клетки, спутники, а возможно и ситовидные трубки.

Цитоплазма всех клеток нектарника (кроме устьичных) связана между собой плазмодесмами, образуя симплазму (десмотрубочка плазмодесм на схеме не показана). Симплазматический транспорт (простые стрелки) сахаров и других компонентов будущего нектара происходит из терминальной флоэмы нектарника во все клетки путем диффузии по градиенту концентрации.

Известно (Ward et al., 1998), что активный транспорт осуществляется расположенными в плазмалемме специфическими белками-транспортерами, через которые одновременно происходит перенос протонов. В случае нектара речь идет об антипортерах сахаров, так как выход их в апоплазму сопряжен с одновременным входом протонов в симплазму (рис. 2). Движущая сила для транспорта в виде электрохимического градиента протонов создается расположенным также в плазмалемме протонным насосом (H^+-АТФазой), откачивающим в апоплазму протоны против градиента концентрации, с затратой энергии АТФ (Sze et al., 1999). Благодаря активному транспорту концентрация осмотически деятельных веществ в апоплазме оказывается выше, чем в симплазме. Эта разница и вызывает пассивное, по градиенту водного потенциала, поступление в апоплазму из симплазмы воды через водные поры (аквапоры). В результате в апоплазме создается гидростатическое давление, необходимое для фильтрации нектара

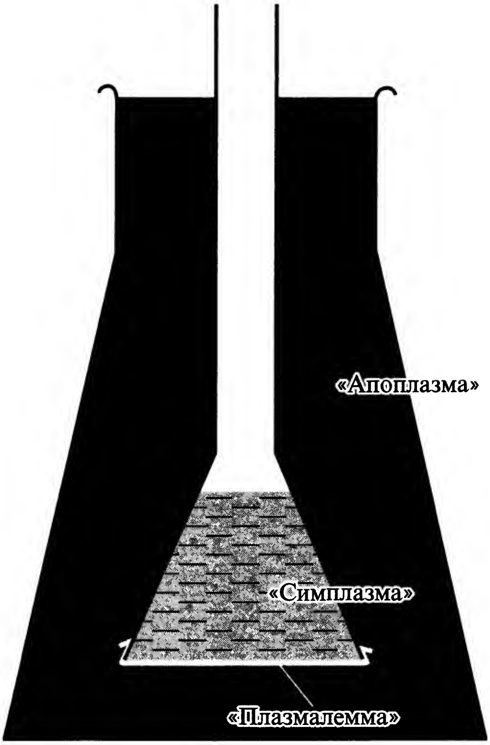


Рис. 3. Схема в виде осмометра, поясняющая создание гидростатического давления и сплошного потока нектара в апоплазме.

Перевернутая воронка закрыта снизу имитирующей плазмалемму мембраной, свободно пропускающей воду и не пропускающей сахара. Концентрация последних в воронке (имитирующей симплазму) выше, чем в стакане (имитирующем апоплазму); вода поступает из воронки в стакан по осмотическому градиенту, вследствие чего уровень жидкости и соответственно гидростатическое давление в первой будет ниже, чем во втором. Если в плазмалемме находятся переносчики, осуществляющие активный транспорт сахаров из воронки в стакан, то жидкость будет переливаться через край стакана — процесс, соответствующий массовому потоку под давлением.

через микропоры клеточных оболочек и выхода его на поверхность. Если бы активный транспорт не происходил и концентрация сахаров в нектаре была бы ниже таковой в симплазме секреторных клеток и в ситовидных трубках, то гидростатическое давление не возникало бы и нектар на поверхность не выделялся.

Для иллюстрации предложенной гипотезы представим себе нектарник в виде обычного осмометра (рис. 3). Изображены стакан и в нем перевернутая воронка, закрытая снизу мембраной (имитирующей плазмалемму), пропускающей воду, но не пропускающей осмотически активное вещество, в данном случае сахар. Если концентрация сахара в колбе (т. е. в апоплазме) больше, чем в воронке (симплазме), то уровень раствора в колбе будет выше, чем в воронке, за счет диффузии воды через мембрану из воронки в колбу по градиенту водного потенциала. Вообразим, что в мембране находятся транспортеры, накачивающие сахар из раствора в воронке против градиента в колбу. Поступление воды в нее будет продолжаться, и через какое-то время раствор (т. е. нектар) начнет переливаться через край колбы. Это и будет массовый поток. Если бы в нектарнике не было активного транспорта, то концентрация осмотиков в апоплазме была бы не выше, чем в симплазме, вода бы в апоплазму не поступала, нектар на поверхность не выделялся.

Считаю, что такие же механизмы — эккриновая секреция через плазмалемму и массовый транспорт по апоплазме действует в гидатодах, солевых железках и ксилеме корня. Между тем некоторые исследователи нектарников (Benner, Schnepf, 1975; Bory, Clair-Maczulajtys, 1986, и др.) считают, что сахара нектара могут выделяться из

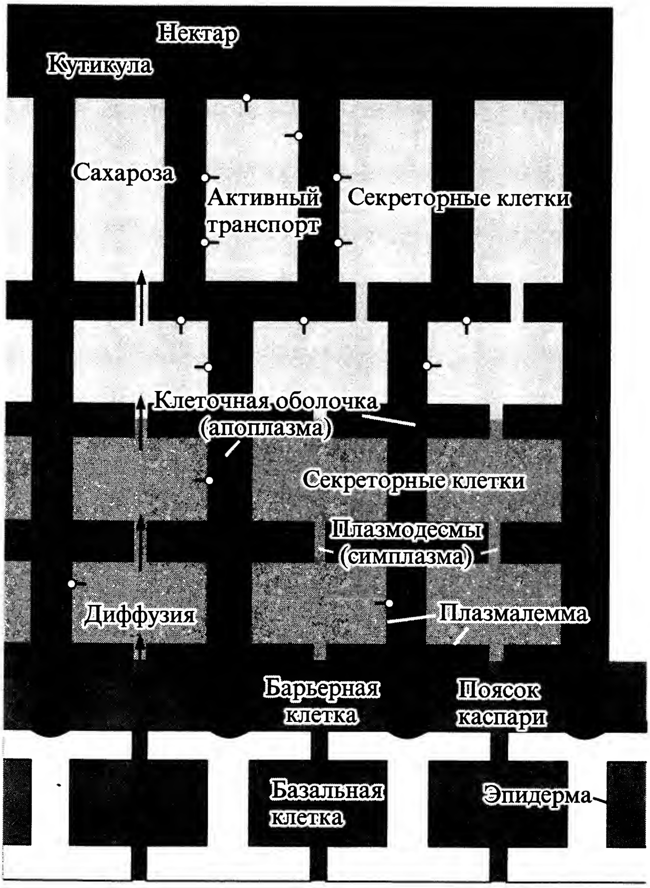


Рис. 4. Механизм транспорта сахаров нектара в трихомных нектарниках с барьерными клетками.

Антиклинальные стенки барьерных клеток полностью суберинизированы и не проницаемы для растворов. Подобно пояскам Каспари клеток эндодермы корня они блокируют массовый поток по апоплазме, в данном случае обратное поступление нектара в несущий нектарник орган (что отражено в отсутствии окраски у апоплазмы барьерных, базальных и внетрихомных клеток). Нектар попадает на поверхность путем фильтрации под давлением через проницаемую кутикулу.

секреторных клеток через плазмалемму не путем мономолекулярного переноса, а путем слияния с нею (экзоцитоза) пузырьков Гольджи, в которых молекулы сахара находятся в растворе. Основанием для такого предположения послужило наличие в секреторных клетках нектарников исследованных ими растений хорошо развитого эндоплазматического ретикулума и/или высоко активного аппарата Гольджи — источников пузырьков и картины слияния последних с плазмалеммой. Однако более вероятно, что эти ультраструктурные признаки связаны не с транспортом сахаров нектара, а с синтезом и секрецией белков и полисахаридов, обнаруженных в нектаре некоторых растений (Carter et al., 1999).

У ряда растений нектарники представлены железистыми трихомами, клетки основания которых дифференцированы как барьерные клетки — имеют водонепроницаемые суберинизированные радиальные стенки, подобно пояскам Каспари клеток эндодермы корня. В этом случае (рис. 4) компоненты преднектара диффундируют по симплазме из ближайших к нектарникам ситовидных трубок и входят в трихому через плазмодесмы во внутренних периклинальных стенках барьерных клеток. Дальнейшие процессы протекают сходно с теми, которые были описаны выше для нектарников с устьицами. Разница состоит в том, что в трихомных нектарниках нектар выделяется не

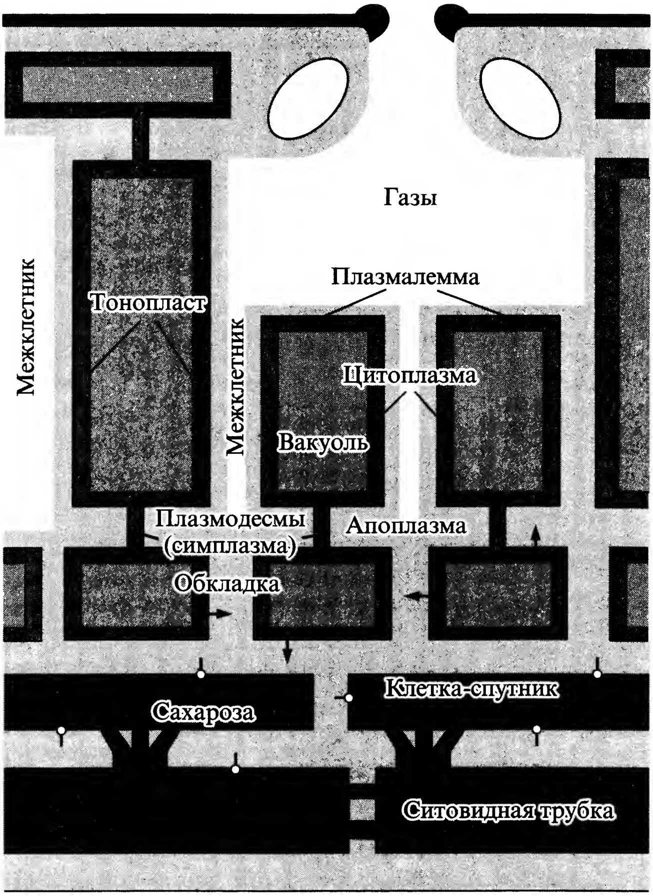


Рис. 5. Механизм транспорта сахаров в листьях растений с апоплазматической загрузкой флоэмы.

4 градации серого цвета отражают относительную концентрацию фотоассимилятов — сахаров: 1) в ситовидных трубках и клетках спутниках (максимальная), 2) в цитоплазме (симплазме), 3) в вакуолях и 4) в апоплазме (клеточных оболочках). Образующиеся в клетках мезофилла в результате фотосинтеза сахара из цитоплазмы клеток обкладки мелких жилок через сахарные каналы в плазмалемме пассивно (по градиенту концентрации) просачиваются в апоплазму (простые стрелки). Из апоплазмы путем активного транспорта (стрелки с кружком) через плазмалемму клеток спутников и ситовидных трубок с помощью симпортеров сахара закачиваются в ситовидные трубки. При этом по апоплазме сахара движутся не путем массового потока, а путем диффузии. Плазмодесмы между клетками спутниками и клетками обкладки не показаны ввиду их редкой встречаемости здесь у апоплазматических видов. Межклетники и подустьичные полости листа заполнены парами воды и другими газами. Поверхность листа сухая.

через устьичные щели, а фильтруется под давлением через проницаемую кутикулу; непроницаемые пояски Каспари препятствуют растеканию нектара по апоплазме в соседние ткани.

Предложенная мной модель дает ответ на вопрос, почему из листа через устьица не вытекает раствор сахаров, хотя по апоплазме листа многих растений, как и по апоплазме нектарника, транспортируются сахара. На схеме (рис. 5) изображен фрагмент поперечного среза фотосинтезирующего листа растения с апоплазматическим путем загрузки флоэмы фотосинтатами (сахарозой). Для листа характерны центральная вакуоль и постенный слой цитоплазмы в клетках мезофилла, газовые межклетники, обкладки проводящих пучков. Согласно последним данным (Lohaus et al., 1995; Ward et al., 1998), концентрация ассимилятов в апоплазме листьев значительно ниже, чем в симплазме: свидетельство отсутствия активного транспорта ассимилятов в апоплазму и как следствие отсутствия в ней гидростатического давления. Поэтому в отличие от нектара ассимиляты в апоплазме листа (как и в симплазме) движутся не сплошным потоком, а диффузией. Межклетники в листе, в том числе подустьичные полости, более крупные, чем в нектарниках, и заполнены они газами (необходимыми для фотосинтеза), а не жидкостью. В итоге поверхность листа остается сухой. Активный транспорт сахаров в листьях также происходит, но в противоположном направлении — из апоплазмы в симплазму, и локализован он в клетках-спутниках флоэмы мелких жилок (Вилленбринк, 2002). При этом сахарные переносчики плазмалеммы спутников осуществляют трансмембранный перенос сахарозы в одном направлении с протонами (Ward et al., 1998) — из апоплазмы в симплазму, и поэтому их называют симпортерами. Из спутников сахароза через особые поро-плазмодесменные комплексы поступает в ситовидные трубки, что влечет за собой поглощение последними из апоплазмы воды по градиенту осмотического потенциала и создание в трубках гидростатического давления, необходимого для дальнего транспорта веществ по флоэме.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Субмикроскопическая морфология клеток нектарников // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 7. С. 1015—1031.

Васильев А. Е., Котеева Н. К. Терминальная флоэма в зоне разгрузки фотосинтатов: нектарники «апопластических» видов // Тез. докл. V съезда ВОФР. Пенза, 2003. С. 42.

Вилленбринк И. Транспорт ассимилятов во флоэме: регуляция и механизм // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 1. С. 13—22.

Baker D. A., Hall J. L., Thorpe J. R. A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis* // New Phytol. 1978. Vol. 81. N 1. P. 129—137.

Benner U., Schnepf E. Die Morphologie die Nektarausscheidung bei Bromeliaceen: Beteiligung des Golgi-Apparates // Protoplasma. 1975. Vol. 85. N 2—4. S. 337—349.

Bory G., Clair-Maczulajtys D. Nectaires extrafloraux et floraux de l'*Ailanthus glandulosa*: Aspects ultrastructuraux des cellules sécrétrices // Rev. Cytol. Biol. Végét. 1986. T. 9. Fasc. 3—4. P. 193—216.

Carter C., Graham R. A., Thornburg R. W. Nectarin I is a novel, soluble germin-like protein expressed in the nectar of *Nicotiana* sp. // Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 41. N 2. P. 207—216.

Davis A. R., Pylatuik J. D., Paradis J., Low N. H. Nectar-carbohydrate productions and composition in relation to nectar anatomy and location within individual flowers of several species of *Brassicaceae* // Planta. 1998. Vol. 205. N 2. P. 305—318.

Durkee L. T. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries // The biology of nectaries. Eds B. Bentley, T. Elias. NY, 1983. P. 1—29.

Fahn A. Secretory tissues in plants. London; New York, 1979. 302 p.

Fahn A., Shimony C. Nectary structure and ultrastructure of unisexual flowers of *Ecballium elaterium* (*Cucurbitaceae*) and their presumptive pollinators // Ann. Bot. 2001. Vol. 87. N 1. P. 27—33.

Figier J. Étude infrastructurale des glan des pétiolaires d'*Impatiens holstii* // Botaniste. 1972. T. 55. F. 1—6. P. 311—338.

Lohaus G., Winter H., Riens B., Heldt H. W. Further studies of the phloem loading process in leaves of barley and spinach. The comparison of metabolite concentrations in the apoplastic compartment with those in the cytosolic compartment and in the sieve tubes // Bot. Acta. 1995. Vol. 108. N 3. P. 270—275.

Lüttge U., Schnepf E. Organic substances // Transport in plants. Encyclop. Plant Physiol. Berlin, 1976. Vol. 2B. P. 244—277.

Pate J. S., People M. B., Storer P. J., Atkins C. A. The extrafloral nectaries of cowpea (*Vigna unguiculata*). II. Nectar composition, origin of nectar solutes and nectary functioning // Planta. 1985. Vol. 166. N 1. P. 28—38.

Robards A. W., Stark M. Nectar secretion in *Abutilon*: a new model // Protoplasma. 1988. Vol. 142. N 2—3. P. 79—91.

Sze H., Xuhang L., Palmgren M. G. Energization of plant cell membranes by H^+-pumping ATPases: regulation and biosynthesis // Plant Cell. 1999. Vol. 11. N 3. P. 677—689.

Vassilyev A. E. Structural bases of nectary functioning // Тр. II Междунар. конфер. по анат. и морфол. раст. СПб., 2002. С. 353—354.

Vesprini J. L., Nepi M., Pacini E. Nectary structure, nectar secretion patterns and nectar composition in two *Helleborus* species // Plant Biol. 1999. Vol. 1. N 5. P. 560—568.

Ward J. M., Kühn C., Tegeder M., Frommer W. B. Sucrose transport in higher plants // Internat. Rev. Cytol. 1998. Vol. 178. P. 41—71.

SUMMARY

Based on the information about the cell ultrastructure and physiology of nectaries as well as the mechanisms of sugar transport across membranes, a universal, apoplasmic hypothesis of nectar release is formulated. The essence of the hypothesis is that sugars and minor components of nectar are transported in the apoplasm of nectary by the pressure driven mass flow. The pressure originates as a result of water influx in the apoplasm of the nectary cells due to active transport (secretion) of nectar sugars from the symplasm to the apoplasm by means of antiporters. Sugars of prenectar are transported from the phloem in the symplasm (through plasmodesmata) by diffusion. Models of sugar transport in nectaries and leaf of an apoplasmic plant are presented.

УДК 581.9

© О. В. Хитун

АНАЛИЗ ВНУТРИЛАНДШАФТНОЙ СТРУКТУРЫ ФЛОР НА ПРИМЕРЕ ЛОКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ СРЕДНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ ХАЛЬМЕРЪЯХА (ЗАПАДНОСИБИРСКАЯ АРКТИКА)

O. V. KHITUN. ANALYSIS OF THE INTRALANDSCAPE STRUCTURE OF THE FLORA OF THE KHALMERYAKHA RIVER MIDDLE REACHES (WEST SIBERIAN ARCTIC)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 2344512
E-mail: khitun@IK6026.spb.edu
Поступила 22.04.2003

Обследована флора среднего течения р. Хальмеръяха на севере Гыданского п-ова, насчитывающая 176 таксонов сосудистых растений из 81 рода и 34 семейств. Охарактеризована растительность, выделены представленные в районе типы экотопов и приведен список видов флоры с указанием их принадлежности к географическим элементам, ландшафтной активности и парциальной активности в освоенных экотопах. Состав флоры и характер растительности убеждают в отнесении этой территории к подзоне северных гипоарктических тундр вопреки имеющимся схемам зонального деления региона. Для анализа растительного покрова применены традиционные методы сравнительной флористики и методы многомерной статистики и показана сопоставимость полученных результатов. Внутриландшафтная структура флоры отражает большую гомогенность и флористическое единство ландшафта. Виды с высокой ландшафтной активностью составляют значительную часть парциальных флор типов экотопов, что обусловливает их высокое сходство. Большое (для подзоны) количество неактивных (преимущественно гипоарктических и бореальных) видов связано с переходным характером флоры, обусловленным ее северным положением и необычно теплым для такой широты климатом.

Ключевые слова: локальная флора, парциальная флора, ландшафтная и парциальная активности, внутриландшафтная (экотопическая) структура флоры, двумерный анализ индикаторных видов (TWINSPAN), ординация, неотклоняемый анализ соответствий (DCA).

Гыданский п-ов до сих пор флористически малоизучен. Настоящая работа продолжает серию публикаций (Ребристая, Хитун, 1994; Хитун, Ребристая, 1998; Хитун, 1998, 2002), основанных на материалах экспедиций Ботанического ин-та на Гыданский п-ов, проведенных в конце 1980-х годов. Цель этой статьи — дать характеристику флоры и растительности ранее необследованного района Арктики, уточнить положение ботанико-географических границ и решить ряд методологических задач, в частности выяснить сопоставимость результатов, получаемых при использовании традиционных отечественных методов сравнительной флористики и широко используемых за рубежом методов многомерной статистики.

Район исследования находится на севере Гыданского п-ова (71°30′ с. ш., 78°02′ в. д.) в южной части п-ова Мамонта, в 15 км к северу от кутовой части бухты Хальмер-Вонга (Гыданская губа), в среднем течении р. Хальмеръяха. Территория сложена верхнеплейстоценовыми (казанцевскими) и более поздними морскими отложениями (Атлас..., 1971) и представляет собой заболоченную низменность (абсолютные высоты от 10 до 50 м) с многочисленными мелкими озерками. Ближайшая климатическая станция находится на южном побережье Гыданской губы в поселке Гыда и ее данные характеризуют эту часть полуострова как своеобразный климатический анклав. Средняя температура июля и августа здесь выше, чем в расположенном значительно южнее пос. Тадибеяха, и составляет 10.1° и 8.4 °С, среднегодовая температура, как в Тадибеяхе — –10.8 °С, а суммы средних суточных температур выше 0° и выше 5 °С — почти такие же, как в подзоне южных гипоарктических тундр в окрестностях пос. Мыс Каменный (731° и 572°) (Справочник..., 1965).

Материал и методика

Полевые работы проводились по программе ботанико-географических эталонов (Программы..., 1987) в июле 1988 г. Было сделано 150 геоботанических описаний, собрано 260 листов гербария сосудистых растений и свыше 100 пакетов с образцами мхов и лишайников к описаниям. Теоретической основой работы являются концепция иерархии естественных флор (Юрцев, 1982, 1987) и представления о различных типах биологического разнообразия (Whittaker, 1972). Методика полевой работы основана на визуальном выделении экотопов (уровня фаций или урочищ) и на основе сходства их местоположения, условий увлажнения, снегонакопления, почвы и растительности, отнесении их к тому или иному типу. В каждом типе экотопов выполнено по 5 и более геоботанических описаний на площадках 10 × 10 м или на всей площади (если она меньше) и на их основе составлены списки объединенных[1] парциальных флор (ПФ). Глазомерно оценивалось общее проективное покрытие, покрытие мхов, лишайников, граминоидов, кустарничков и кустарников в целом и каждого вида сосудистых растений в отдельности. В составе каждой ПФ выделено флористическое ядро. Оно включает специфический элемент, т. е. виды, слагающие ее флороценотический комплекс (в него включены стенотопные верные, обычные в данном экотопе и редкие, найденные в районе 1—2 раза виды), и модальный неспецифический элемент, т. е. широко распространенные в районе активные виды. Для классификации ПФ применен типологический принцип объединения выделов, сходных по видовому составу, в типы, классы с постепенным понижением степени как флористической, так и экологической гомогенности (Юрцев, 1992). Для характеристики поведения видов в освоенных типах экотопов использован показатель парциальной активности, оцененный по 7-балльной шкале как соотношение моды обилия и константности вида в данном типе экотопов (Хитун, 2002), тогда как для поведения видов в районе — ландшафтная активность, оцененная по 5-балльной шкале (Юрцев, Петровский, 1994). Такой подход стал традиционным в отечественной школе сравнительной флористики (Заноха, 1987; Марина, 1987; Поспелова, Поспелов, 1998; Хитун, 1989, 1991, 1998, 2002). Недостатком метода является некоторый субъективизм в отнесении экотопов к тому или иному типу и частое несоблюдение одноразмерности геоморфологических выделов (Поспелова, Поспелов, 1998).

Альфа-разнообразие (Whittaker, 1972) — показатель сложности сообществ, который характеризуют видовое богатство и выравненность количественного участия видов. Выявлено богатство ПФ разных типов экотопов, с помощью непараметрического (из-за неравенства дисперсий и размеров выборок) U-теста Манна-Уитни (Kent, Coker, 1992) в программе STATISTICA оценены различия типов экотопов по этому показателю (попарно для средних в описаниях). Для оценки выравненности распределения видов (по обилию) в экотопе использован информационный индекс Шеннона, вычисленный по формуле

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i,$$

где p_i — обилие i-того вида (Magurran, 1988).

---

[1] В дальнейшем слово «объединенные» мы опускаем, поскольку применяем термин «парциальная флора» только в этом смысле, по отношению к флоре типов экотопов, а не конкретных местообитаний, для которых, на наш взгляд, более уместен термин «список видов».

Бета-разнообразие (Whittaker, 1972) отражает степень дифференцированности распределения видов по градиентам среды, иначе говоря, изменение состава ПФ в разных типах экотопов. Мерой его могут быть коэффициенты сходства (Magurran, 1988). Попарное сравнение ПФ всех типов экотопов проведено с использованием меры включения Симпсона и коэффициента сходства Съеренсена (для географических элементов использовалась его модификация для весовых множеств (Семкин, 1973)). Расчеты выполнены в программах IBIS и BIOSTAT, разработанных А. А. Зверевым (1998), дендрограммы построены методом взвешенного среднего арифметического связывания.

Методы многомерной статистики позволяют анализировать весь массив описаний без какой-либо предварительной сортировки или экологической привязки, основываясь исключительно на флористических данных (Kent, Coker, 1992). Для сортировки описаний применен двумерный анализ индикаторных видов[2] — Two-way indicator species analysis (TWINSPAN), выполняемый с помощью одноименной компьютерной программы (Hill, 1979). Основой TWINSPAN является концепция псевдовидов (Hill, 1979), принимающая во внимание разное обилие вида в сообществах и придающая количественным различиям качественное значение.[3] Интерпретируются подразделения TWINSPAN субъективно в соответствии с экологическим смыслом (Kent, Coker, 1992). Мною использованы опции, автоматически предлагаемые программой TWINSPAN, за следующими исключениями: уровни отделения псевдовидов были определены в 0, 1, 2, 5 (в соответствии с балльными оценками обилия); описания водоемов были исключены из анализа (их учет искусственно увеличивает длину экологического градиента и не позволяет заметить слабо выраженные различия близких по условиям участков).

Главная причина смены видового состава сообществ — в изменении экологических условий вдоль градиентов среды. Цель ординации — выявить направления вариации растительности и лежащие в их основе градиенты. В случаях, когда имеются только флористические данные, используют метод непрямой ординации — неотклоняемый анализ соответствий (Detrended correspondence analysis, DCA), основанный на унимодальной статистической модели распределения популяций по факторам среды (Økland, 1990; Kent, Coker, 1992; Ter Braak, Smilauer, 1998). Относительная важность каждой из осей вариации[4] определяется величиной вклада фактора (eigenvalue). Он вычисляется как дисперсия «весов» пробных площадок вдоль оси, взвешенная на общее обилие видов в них. Градиенты среды измеряют в единицах бета-разнообразия, показывающих скорость изменения состава фитоценозов вдоль них (Økland, 1990). Такой единицей является среднее стандартное отклонение (SD) колоколообразных кривых распределения видов вдоль градиента среды. Пробные площадки, разделенные в процессе ординации по какому-либо градиенту более чем на 4 SD, практически не имеют или имеют очень мало общих видов.

Применение DCA для анализа выполненных разными методами описаний участков с антропогенно нарушенной растительностью на юге Ямала (Forbes, Sumina, 1999) показало их хорошую сопоставимость, но авторы предупреждали о сложностях сравнения данных, собранных в естественных сообществах (из-за недовыявления флористического состава). Я попыталась выяснить, даст ли применение этого метода только на составе сосудистых растений хорошо интерпретируемый результат. Мною была использована версия DCA, модифицированная для программы CANOCO, версия 4 (Ter Braak, Smilauer, 1998). Анализ проведен по предлагаемым программой опциям, исключены те же описания, что и в TWINSPAN.

---

[2] Русский перевод см.: Миркин и др. (1989).

[3] Так, если *Betula nana* встречается в одних сообществах с покрытием до 5 %, в других — 5—15, а третьих — 16—25 % и т. д., то в процедуре TWINSPAN он будет рассматриваться как 3 псевдовида: *B. nana 1*, *B. nana 2*. *B. nana 3*, причем там, где есть *B. nana 3*, будут представлены и все ее псевдовиды. Данные о количественной представленности вида переводятся в качественную форму присутствия/отсутствия его псевдовидов. Алгоритм вычислений очень сложен, в основе его — ординация методом взаимного усреднения (reciprocal averaging) (Hill, 1979). При первичной ординации описания делят на 2 группы, условно называемые негативной и позитивной, для которых программа после оценки индикаторной ценности псевдовидов определяет виды-индикаторы с соответствующим знаком. Затем производятся расчет индикаторных баллов описаний и их уточненная ординация. Эти операции повторяются при каждом последующем дихотомическом разделении.

[4] Положение осей вариации определяется программой последовательно путем взаимного усреднения «весов», исходно произвольно придаваемых видам, относительно вычисляемых на их же основе «весов» пробных площадок, повторяемого многократно до тех пор, пока значения «весов» видов и участков не стабилизируются.

Результаты и обсуждение

Типы экотопов и растительность в них. В исследованном районе выделено 15 типов экотопов (табл. 1). Все они вполне типичны для региона, но не были найдены выходы песков (раздувы и обрывы), старые заросшие оползневые цирки, приморские марши, которые нами выделялись в других пунктах на Гыданском п-ове (Хитун, Ребристая, 1998; Хитун, 2002).

Вершины водораздельных увалов (**тип 1**) заняты преимущественно дриадово-осоково (*Carex arctisibirica*[5])-моховыми бугорковатыми тундрами с содоминантами *Salix polaris, Vaccinium vitis-idaea*, примесью *Betula nana* и *Salix reptans*, злаков и разнотравья (*Calamagrostis holmii, Saxifraga nelsoniana, Pyrola grandiflora*) с практически сплошным растительным покровом и единичными минеральными пятнами. В хорошо развитом моховом покрове наиболее обильны *Hylocomium splendens* var. *alascanum, Aulacomnium turgidum, Dicranum angustum, D. elongatum, Polytrichum juniperinum, Tomentypnum nitens*. В примеси встречаются *Pleurozium schreberi, Ditrichum flexicaule, Pohlia andrewsii, Sanionia uncinata*. Лишайниковый покров в районе поврежден в результате перевыпаса, в нем обычны *Cetraria cucullata, C. islandica, Cladonia gracilis, C. macroceras, C. amaurocraea, C. uncialis, C. coccifera, Cladina arbuscula, C. rangiferina, Thamnolia vermicularis, Dactylina arctica, Stereocaulon alpinum, Sphaerophorus globosus*. Большое участие брусники (проективное покрытие до 20 %) в водораздельных сообществах обусловлено широким распространением супесчаных почв. На более тяжелых грунтах встречаются ерниково-пушицево (*Eriophorum polystachion*)-моховые тундры. Распространение *Eriophorum polystachion* не только в осоково-пушицевых болотах в депрессиях, но и в водораздельных сообществах В. Д. Александрова (1977) считала особенностью Ямало-Гыданского сектора. Изредка на низких суглинистых увалах встречались кочкарные тундры с *Eriophorum vaginatum* и участием *Betula nana*.

Длинные пологие склоны увалов (**тип 10**) заняты фактически такими же сообществами, что и вершины, отличаясь лишь бо́льшим количеством пятен излияния минерального грунта (свежих и затянутых водорослево-печеночниковой корочкой). На таких пятнах практически по всему Гыданскому п-ову встречаются *Sagina intermedia, Juncus biglumis, J. castaneus, Epilobium davuricum, Festuca brachyphylla*, в районе работ не встречена отмечавшаяся в других пунктах *Eriophorum brachyantherum*, но найдена *E. callitrix*, а также *Cerastium alpinum*.

На обдуваемых краевых частях языков увалов (взлобках), где снеговой покров минимальный (**тип 6**), развиты пятнисто-трещиноватые злаково-бруснично-дриадово-ивковые (*Salix nummularia*) тундры. Общее проективное покрытие в них варьирует от 40 до 90 %, но из них 10—40 % приходится на пятна, затянутые лишь пленкой печеночных мхов (*Gymnomitrion* spp.). Такие сообщества развиваются как на супесчаных, так и суглинистых грунтах, состав цветковых в них практически одинаков, но на суглинках больше поверхность незадернованных пятен (до 60 %) и мало лишайников. Из разнотравья в этих местообитаниях обычны *Pedicularis oederi, P. hirsuta, Luzula confusa, Minuartia arctica, M. macrocarpa*, изредка на песчаных взлобках встречается

---

[5] Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995), а также по «Арктической флоре СССР» (1960—1987); мохообразных — по О. М. Афониной и И. В. Чернядьевой (1995); лишайников — по М. П. Андрееву (1994).

ТАБЛИЦА 1

Количественные характеристики парциальных флор типов экотопов

№	Тип экотопа	Номера описаний	Число видов					Средний коэффициент Шеннона в описаниях ± стандартная ошибка
			среднее в описании ± стандартная ошибка	в ПФ	в ПФ с баллом ШЭА 3—5	в ФЯ	специфических в ФЯ	
1	Плоские умеренно дренированные вершины увалов, сложенных супесями или суглинками с зональными осоково-моховыми тундрами	13, 19, 27, 35, 41, 42, 44, 45, 54, 58, 59, 60, 62, 70, 73, 102, 106, 110, 112	23.7 ± 0.92 a*c	53	30	35	14	3.0 ± 0.07
2	Ивняки на вогнутых частях склонов, в полосах стока, по днищам лощин в условиях избыточного увлажнения	2, 26, 29, 43, 46, 56, 84, 93, 113, 142	26.0 ± 1.04 b	57	35	39	15	3.25 ± 0.11
3	Шлейфы увалов с низкими моховыми ивняками или ерниками	3, 4, 5, 8, 21, 71, 87, 103, 115, 123	20.9 ± 1.21 a c	53	34	31	9	2.90 ± 0.12
4	Торфянистые бугры полигональных тундрово-болотных комплексов	16, 74, 86, 101, 130, 131, 132, 133	13.2 ± 0.85 d	27	17	18	8	1.90 ± 0.10
5	Эвтрофные (со слаборазвитым торфяным горизонтом) моховые речные террасы	36, 51, 61, 148, 149	25.8 ± 2.0 a b	46	31	29	7	3.19 ± 0.11
6	Сухие, обдуваемые ветром взлобки увалов с пятнистыми тундрами	15, 23, 34, 40, 85, 105, 115	22.6 ± 0.53 a	42	22	31	14	3.06 ± 0.09
7	Дренированные речные террасы с мезофитными разнотравными ивняками	10, 11, 14, 25, 49, 50	25.3 ± 1.56 a b	48	27	32	15	3.77 ± 0.1
8	Крутые длинные дренированные, часто эродированные, разнотравно-кустарничковые склоны овражных цирков и коренных берегов	17, 18, 9, 30, 31, 38, 48, 53, 65, 66, 78, 79, 89, 98, 107, 6, 22, 127	31.7 ± 1.0 e	75	28	53	32	3.78 ± 0.09
9	Короткие крутые с солифлюкционно-ступенчатым нанорельефом хорошо дренированные кустарничковые склоны	1, 7, 20, 24, 28, 39, 64, 68, 69, 75, 82, 88, 100, 118, 143	31.2 ± 1.16 e	68	35	41	14	3.4 ± 0.1
10	Пологие длинные склоны увалов с дриадово-осоково-моховыми тундрами с редкими минеральными пятнами	12, 32, 33, 47, 52, 55, 63, 67, 72, 76, 95, 104, 109, 117	25.2 ± 1.1 b	68	35	48	21	3.15 ± 0.08
11	Нивальные подножия склонов с травяно-ивково (*Salix polaris*)-моховыми сообществами	122, 97, 99, 92, 124, 94, 96, 119	26.0 ± 1.5 b	58	32	43	16	3.1 ± 0.2
12	Суглинистые оползни с пионерными разнотравно-злаковыми группировками	57, 80, 81, 90, 91, 126, 128, 129	19.9 ± 1.3 c	47	23	29	20	2.7 ± 0.16
13	Пушицево-осоково-моховые мочажины	134, 135, 136, 137, 147	12.2 ± 1.02 d	22	7	16	11	2.06 ± 0.06
14	Осоково-моховые болота в долине реки и приморской низменности	77, 120, 121, 138, 144, 145, 146	20.6 ± 0.9 a c	36	8	34	23	3.03 ± 0.07
15	Водоемы и наилки	125, 139, 140, 141, 150	6 ± 1.3 f	18	4	17	14	1.8 ± 0.16

Примечание. *Одинаковые буквы показывают отсутствие значимых различий данных местообитаний по видовому богатству (тест Манна-Уитни).

Tofieldia coccinea. Цветковые и мхи (*Racomitrium lanuginosum, Hylocomium splendens, Polytrichum juniperinum, Aulacomnium turgidum, Ptilidium ciliare*) приурочены к узким неглубоким (до 5 см) трещинам, а лишайники (*Cetraria nivalis, C. cucullata, Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cladonia pyxidata, Thamnolia vermicularis, Bryocaulon divergens, Ochrolechia frigida, Hypogymnia subobscura, Pertusaria pertusa, Lecanora epybryon, Alectoria ochroleuca*) заходят также и на пятна.

На шлейфах склонов увалов (**тип 3**) встречаются травяно-моховые ивняки (высота ив — около 30 см) с доминированием *Salix reptans* и примесью *S. glauca, S. lanata* и моховые (преимущественно сфагновые) ерники (высота березки — около 20 см) с очень бедным травяным ярусом (*Rumex arcticus, Ranunculus lapponicus, Rubus chamaemorus*).

Крутые короткие (протяженностью 3—7 м) склоны увалов (**тип 9**) в лощины заняты полидоминантными кустарничковыми сообществами с обилием *Vaccinium uliginosum, V. vitis-idaea, Dryas punctata, Salix nummularia*, иногда в них участвуют *Cassiope tetragona, Ledum decumbens*, реже *Empetrum subholarcticum*, однажды найден склон с *Arctous alpina*. Мохово-лишайниковый покров на таких склонах несомкнутый, из мхов наиболее обычны *Polytrichum juniperinum, P. strictum, P. piliferum, Bryum* spp., из лишайников — *Cetraria cucullata, Cladina rangiferina, C. arbuscula, Thamnolia vermicularis, Ochrolechia frigida, Stereocaulon paschale, S. alpinum, Peltigera canina*.

Прогреваемые крутые длинные (до 20 м) склоны-яры коренного берега долины и озерных депрессий (**тип 8**) заняты разнотравно-кустарничковыми сообществами. Мохово-лишайниковый покров практически отсутствует, встречаются *Tortula ruralis, Brachythecium turgidum, Polytrichastrum alpinum, Ceratodon purpureus, Cladonia coccifera, C. pyxidata, Peltigera canina* и др. Особенностью этого района является большое сходство облика коротких крутых склонов увалов и склонов-яров, всюду обильны и доминируют кустарнички. Для яров характерно разнообразие трав. Среди обильных и верных видов — *Bistorta vivipara, B. elliptica, Cerastium maximum, Myosotis asiatica, Ranunculus borealis, Lloydia serotina, Gastrolychnis involucrata, Draba hirta, Saxifraga cernua, Potentilla stipularis, Tanacetum bipinnatum, Erigeron borealis*; отмечено много редких малообильных видов разнотравья.

В нивальных местообитаниях (**тип 11**) — у подножий склонов, в овражных распадках — развиты хионофитные разнотравно-осоково (*Carex lachenalii*)-ивково (*Salix polaris*)-моховые группировки. Есть варианты с преобладанием хвоща (*Equisetum arvense*), злаков (*Poa alpigena*) или преимущественно разнотравные сообщества. Общее проективное покрытие в них обычно высокое (90—100 %) благодаря разрастанию ивки (до 40 %), осоки (до 20 %) и разнотравья (до 70 %). Набор мхов и лишайников в этих экотопах достаточно своеобразный (*Sanionia uncinata, Dicranum spadiceum, Distichium capillaceum, Polytrichastrum alpinum* var. *fragile, Pohlia cruda, Bryum* sp., *Nephroma arctica, N. expallidum, Peltigera rufescens, Cetraria islandica, C. delisei, Cladonia coccifera, C. pyxidata, C. lepidota, C. phyllophora, Mycobilimbia berengeriana, Pannaria pezizoides, Stereocaulon alpinum, Solorina crocea* и др.), но мощной дернины они не образуют. Проективное покрытие мхов — 40—50 (70) %, лишайников — не более 10 %. В таких местообитаниях найдены стенотопные виды цветковых (*Carex lachenalii, Ranunculus nivalis, R. pygmaeus, R. sulphureus, Oxyria digyna, Minuartia biflora, Viola biflora, Cerastium regelii, Draba glacialis, Salix arctica*).

По днищам лощин и на вогнутых пологих склонах увалов в озерную депрессию (**тип 2**) развиты густые высокие (до 1 м) ивняки (*Salix lanata, S. glauca*) хвощево-моховые (обильны *Sanionia uncinata, Hylocomium splendens, Polytrichum juniperinum, P. hyperboreum, Dicranum spadiceum*, единично *Warnstorfia pseudostraminea, Mnium ambiguum, Bryum* cf. *pseudotriquetrum*). В травяном ярусе обычны бореальные виды (*Veratrum lobelianum, Trollius asiaticus, Ranunculus monophyllus, Trisetum litorale, Equisetum palustre*), ранее не отмечавшиеся столь далеко на севере в этом секторе Арктики. Проективное покрытие ив варьирует от 20 до 70 %. В более сырых частях депрессии и лощин они переходят в заболоченные редкоивово-пушицево-моховые сообщества, и далее в болота. Крупноивовые заросли в северных гипоарктических тундрах отмечались и на Ямале (Хитун, Ребристая, 1998а), где они разрастались на древних оползневых цирках и индицировали засоленные грунты (Украинцева, 1995). В нашем районе широкое распространение ивняков, скорее всего, обусловлено спецификой климата.

На береговом валу и в прирусловой части поймы (**тип 7**) развиты разнотравные мезофитные ивняки (*Salix reptans*) и луговины. Р. Хальмеръяха сильно меандрирует, врез русла от 1.5 до 5 м, долина около 1 км шириной, изобилует небольшими озерками-старицами. Песчаные отмели в районе практически отсутствовали (отмель найдена 1 раз, список видов полностью включается в ПФ типа 7). Обширные приподнятые участки поймы со слаборазвитым торфянистым горизонтом на аллювиальном грунте (**тип 5**) заняты редкоивняковой разнотравно-злаково-моховой тундрой с *Tomentypnum nitens*.

В долине р. Хальмеръяха, в обширной депрессии оз. Лангто, в низменности вдоль побережья Гыданской губы, по недренированным днищам лощин широко распространены осоково-моховые болота (**тип 14**). Доминирует в них *Carex concolor*, в более проточных участках нередко преобладают *C. rotundata, C. chordorhiza* или *C. rariflora*. Содоминантами в болотах являются *Dupontia fisheri, Hierochloë pauciflora, Eriophorum medium, E. russeolum, E. polystachion*. На береговом наилке и в воде (**тип 15**) озерков и в протоках обычны *Arctophila fulva, Ranunculus pallasii, Hippuris lanceolata, Caltha arctica, Comarum palustre*. В заболоченной депрессии встречаются тундрово-болотные плоско-полигональные комплексы с торфяными буграми (**тип 4**) и осоково-пушицево-каллиергоновыми мочажинами (**тип 13**). Бугры прямоугольные, высотой не более 20 см, размером 3 × 4, 5 × 6 м. Соотношение бугров и мочажин существенно варьирует в разных комплексах, чаще бугры занимают 60—70 % площади. Бугры с мощной мохово-лишайниковой дерниной, из сосудистых чаще всего доминируют *Betula nana* и *Rubus chamaemorus*, реже *Ledum decumbens*. Из мхов чаще всего доминируют *Dicranum spadiceum, D. elongatum*, в примеси *Polytrichum juniperinum, Sanionia uncinata, Polytrichum juniperinum, Sphagnum warnstorfii, S. lenense* и обильны печеночники *Orthocaulis binsteadii, Anastrophyllum minutum*. Из лишайников наиболее обычны *Cetraria cucullata, C. islandica, Cladina arbuscula, C. rangiferina, Cladonia macroceras, C. amaurocraea, C. gracilis, C. coccifera, Ochrolechia frigida, Peltigera aphtosa, P. canina, Dactylina arctica*. В мочажинах чаще всего доминируют *Carex concolor* и *Eriophorum medium*, их видовой состав похож на таковой болот, но беднее. Мочажины отличаются от болот по типу питания, они более олиготрофны, тогда как гомогенные болота благодаря проточности и «подпитке» талыми водами более богаты и относятся к минеротрофным (Ребристая, 2000).

Положение района в системе ботанико-географического подразделения Арктики. По различным схемам подзонального деления Арктики (Городков, 1935; Александрова, 1977; Yurtsev, 1994) район обследования расположен в подзоне арктических тундр, диагностической особенностью которых является отсутствие березки (Александрова, 1977). Выявленное нами широкое распространение березки и эрикоидных кустарничков в зональных сообществах наряду с составом интразональных сообществ показывают, что район среднего течения р. Хальмеръяха должен быть отнесен к северному варианту северных гипоарктических тундр (по терминологии B. Yurtsev, 1994). Состав географических элементов в локальной флоре (см. ниже) также типичен для этой подзоны. Высокие летние среднемесячные температуры свидетельствуют об отклонении подзональных границ от субширотного положения в этом районе.

Видовое богатство локальной и парциальных флор. Флора нижнего течения р. Хальмеръяха насчитывает 176 таксонов (*Poa alpigena* представлен 2 подвидами), принадлежащих к 81 роду, 34 семействам (табл. 2). Наиболее представлены видами семейства *Poaceae* (26), *Asteraceae* (15), *Caryophyllaceae* (15), *Brassicaceae* (15), *Cyperaceae* (14), *Ranunculaceae* (13), *Saxifragaceae* (10), *Rosaceae* (9), *Salicaceae* (8), *Scrophulariaceae* (7). Распределение видов по ведущим семействам, как и полный набор

ТАБЛИЦА 2

Список видов сосудистых растений локальной флоры среднего течения р. Хальмеръяха с указанием принадлежности к широтным (ШЭ) и долготным (ДЭ) географическим элементам, широты экологической амплитуды (ШЭА), ландшафтной активности (ЛА) и парциальной активности в освоенных видом типах экотопов (1—15)

Виды	ШЭ	ДЭ	ШЭА	ЛА	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Poa alpigena (Blytt) Lindm. *subsp. alpigena*	ГАА	Ц	5	5	3	4	3	1	4	4	5	5	4	3	5	4	1	2	1
Salix reptans Rupr.	А	ЕАЗ	5	5	5	3	5	4	5	1	5	2	2	4	3	1	3	4	
Bistorta vivipara (L.) S. F. Gray	ГАА	Ц	5	5	3	4	3	1	4	3	5	5	4	4	5	2	2	3	
Equisetum arvense L. subsp. *boreale* (Bong.) Tolm.	ГА	Ц	4	4	1	5	3		2	3	5	4	4	3	5	3			2
Saxifraga cernua L.	АА	Ц	4	4	2	3	2		3		4	3	2	2	4	3	2	3	
Saxifraga nelsoniana D. Don	АА	еСзам	4	4	3	3	3	3	4	2	2	3	3	3	3				
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	АА	Ц	4	3	3	1	3	1	4	1	1	1	2	3	1	2			
Festuca ovina L.	Б	ЕАЗ	4	3	1	3	1	2	2	3		3	3	3	1	2			
Luzula confusa Lindb.	АА	Ц	4	3	2	1			2	4	2	3	3	3	3	1			
Stellaria peduncularis Bunge	ГА	ЕАЗ	4	3	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	2	1			
Pedicularis oederi Vahl.	АА	ЕАЗзам	4	3	2	3	1		3	2	1	3	3	3	2				
Pedicularis interioroides (Hult.) A. Khokhr.	А	Сзам	4	3	1	2	2		2		3		1	1	2	1	1	3	
Valeriana capitata Pall. ex Link	ГАА	ЕАЗзам	4	3	3	2	3		3	1	3	3	2	3		1			
Petasites frigidus (L.) Fries	АБ	ЕАЗзам	4	3	3	3	3		3		2			2	2	1	1	3	1
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedsch.	АА	Ес	4	3	2	1	1	3	1	2		1	2	2	1				
Calamagrostis holmii Lange	А	ЕСзам	3	4	5		3	5	2	3		4	5	3				1	
Alopecurus alpinus Smith	А	Ц	3	4	3	3			3	3		3	3	3	2	3			
Carex arctisibirica (Jurtz.) Czer.	ГА	ЕАЗ	3	4	5		5		4	4			3	5	3				
Carex concolor R. Br.	МА	Ц	3	4		3	2	3			3					1	6	6	5
Eriophorum polystachion L.	АБ	Ц	3	4	5	2	3	2						4			2	5	
Salix glauca L.	ГАА	Ц	3	4		6	4		2		5	2	3	2	3				
Salix polaris Wahlenb.	АА	ЕАЗзам	3	4	4	5	5		5		2	3	4	5	5				
Salix nummularia Anderss.	АА	ЕАЗ	3	4	1					5	4	5	5	2	2				
Betula nana L.	ГА	Ес	3	4	4	1	6	6	2	3	1		4	4					
Ranunculus borealis Trautv.	ГА	ЕАЗ	3	4		4	1		2		5	4	3	1	4	2			
Dryas punctata Juz.	АА	ЕАЗзам	3	4	5	2	2		4	4			5	5	3	1			
Vaccinium vitis-idaea L. subsp. *minus* (Lodd.) Hult.	ГАА	Ц	3	4	5		4	5	2	5		1	5	5	1				
Poa arctica R. Br.	АА	Ц	3	3	4	2	3	3	3					3	1	1			
Trisetum spicatum (L.) K. Richt.	АА	Ц	3	3		2				3	3	3	3	1	3	2			
Lloydia serotina (L.) Reichenb.	АА	ЕАЗзам	3	3		1			2	3	1	4	2	1	3				
Salix lanata L.	ГАА	зЕАЗ	3	3		5	2						2	1	2	1			
Salix pulchra Cham.	ГА	Сзам	3	3	1	3	3	2						3			3	3	

Rumex arcticus Trautv.	А	ЕАЗзам	3	3	1	3	3	2	3					2	3	1			
Parrya nudicaulis (L.) Regel	АА	ЕАЗзам	3	3	1	1			2	2	3	2	1	2		1			
Pyrola grandiflora Radius	ГА	Ц	3	3	3	1	1		2				3	4	2				
Polemonium acutiflorum Willd ex Roem. et Schult.	ГА	ЕАЗзам	3	3		4	3	1	3		4	3	2		4				
Myosotis asiatica (Vesterg.) Schischk.	АА	ЕАЗзам	3	3		3	1		3		4	4	2	3	3	1			
Lagotis minor (Willd.) Standl.	МА	еСзам	3	3	2	3	3		3		3	1	3	3	3				
Tanacetum bipinnatum Sch. Bip.	ГА	Ц	3	3		1	1				5	4	3		3	1			
Hierochloë alpina (Sw.) Roem. et Schult.	АА	Ц	2	3						4		2	3	2					
Cerastium jenisejense Hult.	ГАА	ЕАЗзам	2	3		3	1				3				2	1		3	
Cerastium maximum L.	АБ	Сзам	2	3							2	4	1			1			
Dryas octopetala subsp. *subincisa* Jurtz.	МА	зЕАЗ	2	3						4		5	2						
Vaccinium uliginosum L. subsp. *microphyllum* (Lange) Tolm.	ГАА	Ц	2	3			1	2		3		2	5	3					
Antennaria villifera Boriss.	АА	ЕАЗ	2	3			1				3	2	3		3				
Rubus chamaemorus L.	АБ	Ц	2	3	1		2	5									1		
Artemisia tilesii Ledeb.	МА	Сзам	2	3		1					2	3	1		3	3			
Dupontia fisheri R. Br.	А	Ц	1	3													4	4	
Eriophorum medium Anderss.	ГА	Ц	1	3													5	5	
Eriophorum russeolum Fries	ГА	Ц	1	3													4	3	
Astragalus subpolaris Boriss. et Schischk.	МА	Ц	1	3							5	3							
Huperzia arctica (Tolm.) Sipl.	А	Ц	2	2			2	1					1	1	2				
Eriophorum scheuchzeri Hoppe	АА	Ц	2	2						1				1		2			1
Carex quasivaginata Clarke	ГАА	Ц	2	2			1						2	2	1				
Juncus biglumis L.	АА	Ц	2	2	1				1					2	1				
Luzula nivalis (Laest.) Spreng.	МА	Ц	2	2	2		1	2	2	1				2					
L. tundricola Gorodk. ex V. Vassil.	А	Сзам	2	2	1		1		1				1	2					
Bistorta elliptica (Willd. ex Spreng.) Kom.	А	Сзам	2	2					1		1	2	2	2					
Gastrolychnis involucrata (Cham. et Schlecht.) A. et D. Love	А	Ц	2	2						2	1	3	1			1			
Minuartia arctica (Stev. et. Ser.) Graebn.	АА	Сзам	2	2						3		1	1	1					
Minuartia macrocarpa (Pursh) Ostenf.	АА	еСзам	2	2	1					3			2	2					
Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern	АА	Ц	2	2	1					1		2	1						
Stellaria crassifolia Ehrh.	АБ	Ц	2	2		2											1	3	2
Ranunculus affinis R. Br.	А	Ц	2	2	1		1		2					2					
Caltha arctica R. Br.	А	Сзам	2	2		1											1	4	1
Cardamine bellidifolia L.	АА	Ц	2	2	1				2					1	1				
Cardamine pratensis L.	АБ	Ц	2	2		2	1				2							3	2
Draba alpina L.	АА	Ц	2	2	1				1					1	2				

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Виды	ШЭ	ДЭ	ШЭА	ЛА	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Draba hirta L.	ГА	Ц	2	2		1						3	1		1	2			
Eutrema edwardsii R. Br.	АА	Ц	2	2	1		1		2					2					
Chrysosplenium sibiricum (Ser.) Charkev.	АБ	ЕАЗ	2	2		3					2				1			1	
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kitag	АА	Ц	2	2		3	1		2			2		1	2				
Parnassia palustris (L.) subsp. *neogaea* (Fern.)Hult.	ГАА	Ц	2	2							3	2	2		1				
Potentilla hyparctica Malte	МА	Ц	2	2	1				1	1		2	1						
Comarum palustre L.	АБ	Ц	2	2		2											2	3	1
Pachypleurum alpinum Ledeb.	АА	ЕАЗ	2	2							1	2	2		1				
Cassiope tetragona (L.) D. Don	МА	Ц	2	2			1						2	2	1				
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	ГАА	ЕАЗзам	2	2	1			3		1			2						
Armeria maritima (Miller) Willd.	МА	Ц	2	2						2		1	2	1					
Pedicularis hirsuta L.	А	ЕАЗ	2	2	1		1			3			1	1					
Pedicularis lapponica L.	ГАА	Ц	2	2	2		1	3	1					1					
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahlst.	А	ЕАЗ	2	2							1	2	1		1				
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.	ГА	Ц	1	2														3	3
Calamagrostis groenlandica (Schrank) Kunth	А	вамЕс	1	2		2					4							3	
Deschampsia sukatschewii (Popl.) Roshev.	Б	ЕАЗзам	1	2												4			
Festuca rubra subsp. *arctica* (Hack.) Govor.	АА	Ц	1	2							3	1							
Festuca vivipara (L.) Smith	АА	Ц	1	2	1					2		3				1			
Hierochloë pauciflora R. Br.	А	еСзам	1	2													2	3	
Poa alpigena subsp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky	МА	Ц	1	2						1		4				3			
Trisetum litorale (Rupr. ex Roshev.) A. Khokhr.	ГАА	ЕАЗзам	1	2		3					2	2							
Carex lachenalii Schkuhr	АА	Ц	1	2			1								5				
Carex rariflora (Wahlenb.) Smith	МА	Ц	1	2													2	3	
Carex rotundata Wahlenb.	ГА	Ц	1	2				1									3	2	
Eriophorum vaginatum L.	АБ	Ц	1	2	3									1					
Luzula wahlenbergii Rupr.	ГА	Ц	1	2				1									1	2	
Veratrum lobelianum Bernh	Б	ЕАЗ	1	2		2					2								
Oxyria digyna (L.) Hill.	АА	Ц	1	2		1						1			4				
Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell.	АА	Ц	1	2								1	1		3				
Ranunculus lapponicus L.	ГАА	Ц	1	2	1		3	2											
Ranunculus nivalis L.	А	Ц	1	2		1	2						1		3				
Ranunculus pallasii Schlecht.	А	Ц	1	2														2	3
Ranunculus pygmaeus Wahlenb.	МА	Ц	1	2											4				

Trollius asiaticus L.	Б	С	1	2		3					2							
Saxifraga foliolosa R. Br.	АА	Ц	1	2				1									2	2
Potentilla gelida C. A. Mey. subsp. *boreo-asiatica* Jurtz. et R. Kam.	ГА	еС	1	2		3						1						
Dryas vagans Juz.	А	зЕАЗ	1	2								2	1					
Potentilla stipularis L.	ГАА	еСзам	1	2								4	1					
Epilobium palustre L.	АБ	Ц	1	2		1												3
Campanula rotundifolia L.	АБ	ЕАЗ	1	2								2	2					
Tripleurospermum hookeri Sch. Bip.	А	Ц	1	2								1				4		

Примечание. Виды в таблице расположены по убыванию широты экологической амплитуды (ШЭА от 5 до 1), а в пределах градации — по системе Энглера. Широтные элементы (ШЭ): А — арктические, АА — артоальпийские, МА — метаарктические, составляют арктическую фракцию; ГАА — гипоарктоальпийские, ГА — гипоарктические, составляют гипоарктическую фракцию; АБ — арктобореальные, Б — бореальные, составляют бореальную фракцию. Долготные элементы (ДЭ) и фракции: Ц — циркумполярные; евразиатская фракция: ЕАЗ — евразиатские, ЕАЗзам — евразиатско-западноамериканские, зЕАЗ — западноевразиатские; сибирская фракция: С — сибирские, Сзам — сибирско-западноамериканские, еС — восточноевропейско-сибирские, еСзам — восточноевропейско-сибирско-западноамериканские; европейская фракция: Ес — европейско-западносибирские, вамЕс — восточноамериканско-европейско-западносибирские. Ниже приведены по системе Энглера виды, ЛА и ШЭА которых равны 1. После названия вида указывается принадлежность к широтному и долготному элементам, номер освоенного экотопа, парциальная активность дана в скобках, только если она больше 1. *Equisetum palustre* L.: Б, Ц, 2; *E. scirpoides* Michx.: АБ, Ц, 3; *Sparganium hyperboreum* Laest.: АБ, Ц, 15(2); *Alopecurus pratensis* subsp. *alpestris* (Wahlenb.) Sel.: ГА, Ес, 12; *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal: ГАА, Сзам, 6, 12(3); *Deschampsia borealis* (Trautv.) Roshev.: А, Сзам, 6, 12 (2); *D. glauca* C. Hartm.: А, Ц, 7, 12(2); *Dupontia psilosantha* Rupr.: А, Ц, 2, 14(2); *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult.: АА, Ц, 1, 6(2), 10; *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb.: А, ЕАЗ, 12(2); *Pleuropogon sabinii* R. Br.: А, Ц, 15; *Puccinellia sibirica* Holmb.: ГА, еС, 12(2); *Carex chordorrhiza* Ehrh.: АБ, Ц, 14(2); *C. saxatilis* subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela: ГА, С, 14; *Eriophorum callitrix* Cham. ex C. A. Mey.: МА, Сзам, 1, 6, 10; *Juncus castaneus* Smith: ГАА, Ц, 1, 10, 12; *Tofieldia coccinea* Richards.: АА, еСам, 6, 7; *Salix arctica* subsp. *jamutaridensis* Petrovsky: А, С, 11; *S. reticulata* L.: ГАА, Ц, 2, 10(2); *Cerastium alpinum* L.: А, вамЕс, 1; *C. regelii* Ostenf.: А, еСзам, 11, 12(2); *Gastrolychnis angustiflora* Rupr. subsp. *angustiflora*: Ес, ГА, 8; *G. apetala* (L.) Tolm. et Kozhan.: АА, Ц, 8, 10; *Sagina intermedia* Fenzl: А, Ц, 1, 10; *Stellaria ciliatosepala* Trautv.: ГА, Сзам, 7(2); *S. palustris* Retz.: Б, ЕАЗ, 14; *Caltha palustris* L.: Б, ЕАЗ, 15; *Ranunculus gmelinii* DC.: АБ, Ц, 15(2); *R. hyperboreus* Rottb.: А, Ц, 15(2); *R. monophyllus* Ovcz.: Б, ЕАЗ, 2(2); *Ranunculus sulphureus* C. J. Phipps Ц, АА, 11; *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum* (Tolm.) Tolm.: А, еС, 6, 14; *Cochlearia arctica* Schlecht.: А, Ц, 16; *Descuraina sophioides* (Fisch. ex Hook) O. E. Schulz: ГА, Сзам, 16(1); *Draba arctica* J. Vahl.: А, Сам, 8, 9; *D. fladnizensis* Wulf.: АА, Ц, 8, 12; *D. glacialis* Adams: А, еС, 8, 11; *D. nivalis* Liljebl.: А, Ц, 8(2), 9; *D. micropetala* Hook. (=*D. oblongata* R. Br. ex DC): А, еСзам, 1, 5, 10; *D. pauciflora* R. Br.: А, Ц, 5; *D. sambukii* Tolm.: А, С, 12; *Chrysosplenium tetrandrum* (Lund ex Malmgr.) Th. Fries: А, Ц, 15; *Saxifraga bronchialis* L.: АБ, С, 8; *S. hirculus* L.: АА, Ц, 3, 5, 10(2); *S. nivalis* L.: 8(2), 9, 12; *S. tenuis* (Wahlenb.) H. Smith: А, Ц, 8, 9; *Rubus arcticus* L.: Б, ЕАЗзам, 8, 9; *Empetrum subholarcticum* V. Vassil.: ГАА, еСзам, 11(2), 14; *Epilobium davuricum* Fisch.: ГАА, Ц, 5, 14; *Hippuris lanceolata* Retz.: ГА, Ц, 15; *Viola biflora* L.: АА, ЕАЗзам, 8, 11, 15(2); *Arctous alpina* (L.) Nieden.: ГАА, Ц, 11; *Androsace septentrionalis* L.: АБ, Ц, 8(2); *A. triflora* Adams: А, С, 8; *Gentiana tenella* Rottb.: ГАА, Ц, 8; *Eritrichium villosum* (Ledeb.) Bunge: АА, ЕАЗ, 3, 10; *Pedicularis hyperborea* Vved.: ГА, С, 13, 14(2); *P. albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhevn.: А, Сзам, 13(2), 14(3); *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin: ГА, еС, 8(2); *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm.: А, Ес, 8(2); *E. eriocalyx* (Ledeb.) Vierh.: АА, еС, 8; *Senecio congestus* (R. Br.) DC.: ГА, ЕАЗзам, 16; *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC: АА, Ц, 7(2); *T. lateritium* Dahlst.: А, Сзам, 8; *T. macilentum* Dahlst.: ГА, Сзам, 7(2), 8; *T. nivale* Lange ex Kihlm.: А, Ес, 2.

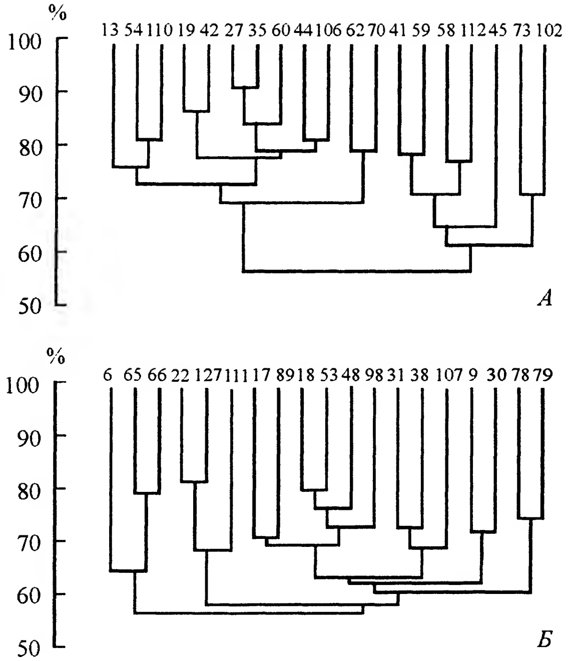


Рис. 1. Дендрограмма сходства описаний по видовому составу.

А — описания вершин увалов; *Б* — описания склонов-яров. Арабские цифры — номера описаний автора (см. табл. 1). По оси ординат — коэффициент Съеренсена.

семейств, точно такой же, как и во флоре низовьев р. Тиникяха[6] (Хитун, 2002), расположенной в центральной части подзоны северных гипоарктических тундр. Богатство ПФ типов экотопов варьирует от 18 до 75 видов (табл. 1) и отражает степень благоприятности экологических условий. Наиболее богатые (68—75 видов) — самые теплые и дренированные экотопы — короткие и длинные крутые склоны, а также пологие склоны. Последние занимают бо́льшие площади (по сравнению с крутыми склонами) с неоднородным нанорельефом (пятна, бугорки, микропросадки), что отчасти и обусловило богатство их ПФ. Самые бедные (18—27 видов) — ПФ олиготрофных мочажин и бугров тундрово-болотных комплексов и самых специфических экотопов — водоемов. Низкое богатство сосудистых растений (36 видов) в болотах. Прочие экотопы занимают промежуточное положение по богатству (42—58 видов). Показатель альфа-разнообразия — среднее число видов в описаниях (табл. 1) в сообществах склонов-яров и коротких склонов (но не пологих склонов!) достоверно ($P < 0.001$) выше, чем во всех прочих, а в группе «бедных» экотопов ниже. В прочих экотопах различия сообществ по видовому богатству часто были не достоверны или достоверны только при $P < 0.05$. Индекс Шеннона наибольший в полидоминантных сообществах склонов-яров и береговых валов, а наименьший — у бугров, мочажин и водоемов. Сообщества большинства прочих экотопов близки по этому показателю. Очевидно, что избыточное увлажнение и олиготрофность понижают альфа-разнообразие.

Число видов в конкретных описаниях составляет лишь около половины соответствующих ПФ (табл. 1), что свидетельствует о большом участии в последних видов с малой константностью. Флористические данные всегда характеризуются «шумами», практически никогда состав пробных площадок в однотипных местообитаниях не бывает одинаков, поскольку не идентично и многообразие факторов его определяющих, присутствуют редкие и случайные виды. В составе любой ПФ доля последних велика.

---

[6] Далее ссылаюсь на «Тиникяха».

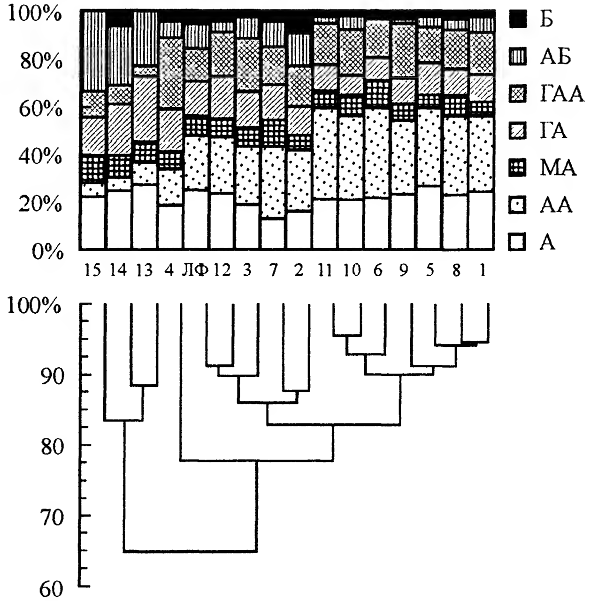


Рис. 2. Дендрограмма сходства ПФ и ЛФ по составу широтных элементов совмещенная с диаграммой. По оси ординат — коэффициент Съеренсена—Чекановского для весовых множеств. Арабские цифры — номера экотопов (как в табл. 1), буквенные обозначения широтных элементов, как в табл. 2.

В то же время по сходству видового состава местообитания, отнесенные в один тип, полностью связываются на уровне 60 %. На рис. 1 это проиллюстрировано на примере склонов-яров и вершин увалов. Аналогичная картина свойственна и всем прочим экотопам. Обусловлено это тем, что высококонстантные виды флористического ядра составляют от 1/3 до 1/2 состава ПФ, но в описаниях их доля бывает значительно выше (до 85 %).

Географическая структура локальной и парциальных флор. Долготная структура локальной флоры среднего течения р. Хальмеръяха такая же, как и других флор, изученных нами на Гыданском п-ове (Ребристая, Хитун, 1994; Хитун, Ребристая, 1998; Хитун, 2002). Она отражает секторальные особенности (Юрцев и др., 2001). В локальной флоре 51 % составляют циркумполярные виды, по 23 % — евразиатская и сибирская фракции и 3 % — европейская. Циркумполярные виды преобладают (41—88 %) во всех ПФ, за исключением береговых валов (37 %), где больше (42 %) евразиатских видов. Последние в большинстве ПФ занимают второе место — 22—38 %, и только в болотах и мочажинах уступают эту позицию сибирским видам. Доля сибирской фракции в ПФ — 6—27 %. Помимо уже упомянутых экотопов, она наиболее представлена на ярах, пологих склонах и вершинах увалов и на взлобках. Самая малочисленная — европейская фракция: 5 видов во флоре в целом, в большинстве парциальных — по 1, а в нивальных экотопах, болотах, мочажинах и водоемах ее представители отсутствуют. Состав долготных элементов не отражает экологических привязанностей ПФ (Заноха, 1987; Хитун, 2002). Сходство ПФ по составу долготных элементов выше 90 %, только ПФ болот, мочажин и водоемов, тесно связанные между собой, присоединяются к остальными на уровне 70 %.

Состав широтных элементов (рис. 2) в локальной флоре «Хальмеръяха» такой же, как и в «Тиникяха». В ней абсолютно преобладает арктическая фракция (56 %), причем участие арктических и арктоальпийских видов примерно одинаковое, тогда как в большинстве ПФ преобладают арктоальпийские (рис. 2). Исключение составляют сырые экотопы, где собственно арктические, гипоарктические и арктобореальные виды представлены практически одинаково (22—33 %), а все прочие — незначительно. В

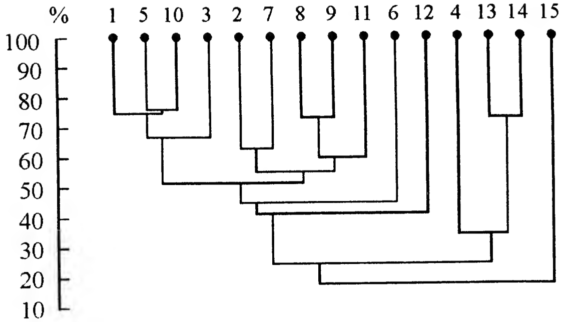


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состав ПФ типов экотопов.

По оси ординат — коэффициент Съеренсена, %. Арабские цифры — номера типов экотопов (как в табл. 1).

водоемах доля бореальных видов наибольшая, но настоящими проводниками видов бореальной (13 видов) и гипоарктической (17) фракций являются сырые ивняки в депрессиях. Довольно велико их участие также на береговых валах (7 и 15 видов соответственно), в болотах (по 11 видов) и на шлейфах (6 и 20). В ПФ экотопов с зональной растительностью преобладает арктическая фракция (63—65 %), но наибольшая ее доля в самых суровых по условиям экотопах — на обдуваемых ветром, с минимальным снеговым покровом взлобках (71 %) и там, где накапливается много снега, в нивальных экотопах (68 %). По сходству широтных спектров ПФ разбиваются на 4 группы (рис. 2): 1) водные и болотные с преобладанием бореальной и гипоарктической фракций; 2) бугры полигональных комплексов с абсолютным преобладанием гипоарктической фракции; 3) сырые и мезофитные ивняки, шлейфы, оползни и сама ЛФ, где примерно половину составляет арктическая фракция, а гипоарктическая немного превышает бореальную; 4) все остальные, где арктическая фракция составляет более 60 % состава, а бореальная — менее 10 %.

Экотопическая структура флоры. Высокое сходство видового состава ПФ (рис. 3, 4) говорит о низком бета-разнообразии исследуемого района. Смена видового состава от одних местообитаний к другим происходит здесь очень постепенно. Коэффициенты Съеренсена по сходству видового состава между ПФ варьируют от 4.3 до 75.4 %, доля значений выше 50 % составляет среди них 37 %, что вдвое больше, чем в «Тиникяха». Типы экотопов по сходству состава своих ПФ объединяются в группы — классы экотопов (рис. 4), в пределах которых сходство выше 65 %, а с учетом мер включения — до 95 %. В силу слабой дифференциации рельефа в среднем течении р. Хальмеръяха число выделенных здесь классов экотопов меньше, чем в других пунк-

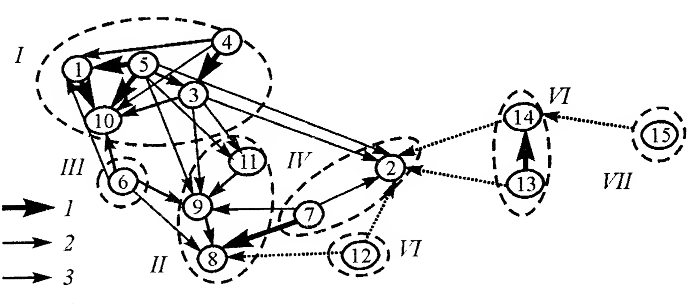


Рис. 4. Ориентированный граф сходства видового состава ПФ.

Цифры в кружках — номера типов экотопов, как в табл. 1. Линии разной толщины, %: *1* — мера включения Симпсона >80, *2* — 71—79, *3* — 63—70, *4* — 50—55. Римские цифры — классы экотопов (см. текст).

тах полуострова (Хитун, 2002; Хитун, Ребристая, 1998). Экотопы с плоскими или слабо наклонными умеренно дренированными поверхностями, с более или менее развитым торфянистым горизонтом (вершины увалов и их пологие склоны, участки речных террас, шлейфы увалов), с вариантами зональной растительности объединяются в класс I. В класс экотопов с мезофитной луговой растительностью (II) объединились участки с хорошим дренажем и умеренным увлажнением, не имеющие торфянистого горизонта (короткие и длинные крутые склоны и их нивальные подножия). Промежуточное положение между этими двумя классами заняли взлобки (класс III) — самые суровые по условиям и наиболее сухие в данном ландшафте местообитания. Их сходство с двумя другими классами обусловлено большой долей широко распространенных видов с повышенной ландшафтной активностью, также в их флористическом ядре есть некоторые арктоальпийские виды, обычные на склонах (*Hierochloë alpina, Minuartia arctica, M. macrocarpa, Dryas octopetala, Armeria maritima*), и виды, в зональных сообществах приуроченные к пятнам (*Festuca brachyphylla, Eriophorum scheuchzeri, Potentilla hyparctica, Pedicularis hirsuta*). Слабо обособленную от класса II группу (класс IV) образуют экотопы с ивняками. Террасные ивняки и прирусловые луговины тяготеют к мезофитным луговым сообществам яров и нивальных подножий склонов. Сырые ивняки более разнообразны и являются своеобразным «центром притяжения». Этот тип объединяет различные по местоположению участки, переходные по условиям, что обусловливает повышенное видовое богатство и объясняет высокие меры включения в него других типов (рис. 4). Общими с классами зональных местообитаний и «лугов» являются преимущественно виды с повышенной ландшафтной активностью (их 34 в составе ПФ), а с болотами — гигрофильные виды (*Cardamine pratensis, Stellaria crassifolia, Comarum palustre, Epilobium palustre, Dupontia psilosantha*). Сырые ивняки имеют и специфические виды (*Trollius asiaticus, Ranunculus monophyllus, Potentilla gelida* subsp. *boreo-asiatica, Calamagrostis groenlandica, Equisetum palustre, Salix reticulata*). Оползни (класс V) в других пунктах оказывались вместе с ярами или нивальными экотопами (Хитун, 1991, 2002); здесь они весьма обособлены, что обусловлено присутствием 20 специфических видов в ПФ (*Arctagrostis arundinacea, Poa alpigena* ssp. *colpodea, Deschampsia* spp., *Phippsia concinna, Cerastium regelii, Descurainia sophioides, Tripleurospermum hookeri* и др.). Сильно обособленный блок образуют переувлажненные местообитания (классы VI и VII).

Полученные в результате последовательного дихотомического разделения всего массива описаний в процедуре TWINSPAN группы (рис. 5) в большинстве случаев совпали с исходным распределением их по типам экотопов (табл. 1). На 1-й ступени деления описания из переувлажненных обитаний (болот, мочажин) отделились от всех остальных. Это деление TWINSPAN проходит по 1-й оси DCA (далее алгоритмы вычислений различны) и показывает связь ее с фактором увлажнения (см. ниже). Группы выделились на разных ступенях деления, большинство — на 4-й и 5-й, плоские вершины и пологие склоны увалов разделились только на 6-й и при очень низком значении вклада фактора (0.153). Четко разделились болота и мочажины (хотя и с малым значением вклада фактора), что подтверждает обоснованность исходного их различения. Основываясь на значениях вклада фактора, остановиться можно было на 4-й ступени, что согласуется с выводом, сделанным на основе анализа сходства видового состава парциальных флор (рис. 3, 4): такие, хорошо различающиеся в других пунктах типы экотопов, как короткие и длинные склоны, шлейфы и речные террасы, вершины и пологие склоны в данном районе флористически чрезвычайно близки и могут рассматриваться как единые типы. Хотя сравнение значений вкладов факторов, полученных в разных анализах, неправомерно (различен набор факторов), отмечу, что в Гыданской тундре они ниже, чем в Канадской Арктике (Forbes, 1994), и предположу, что связано это с большей гомогенностью ландшафта.

Ординация массива описаний (рис. 6) вскрыла основные направления вариации растительного покрова. Напомню, что я относила описания к одному типу экотопов по субъективно оцениваемому сходству местоположения, абиотических условий, растительности, а затем уже анализировала сводные списки. Программа же анализировала

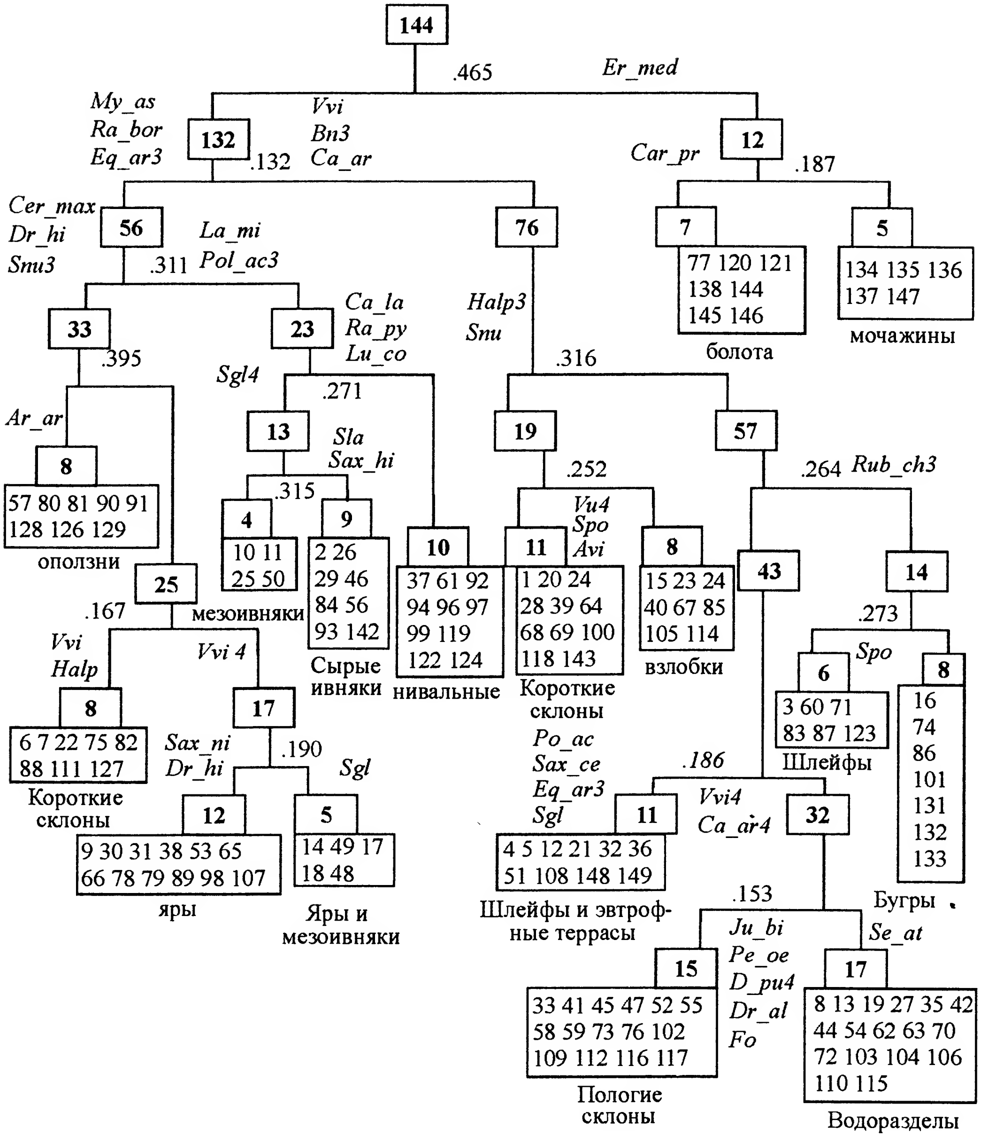


Рис. 5. Дендрограмма распределения описаний, полученная в результате в TWINSPAN. Жирные цифры в квадратах — количество описаний, цифры в больших прямоугольниках — номера описаний, цифры над линиями — вклад фактора (eigenvalues); названия индикаторов расположены соответственно их знаку, псевдовид указан только если больше 1. Сокращения: *Ar_ar — Arctagrostis arundinacea, Avi — Antennaria villifera, Bn — Betula nana, Bvi — Bistorta vivipara, Ca_ar — Carex arctisibirica, Ca_la — C. lachenalii, Car_pr — Cardaminre pratensis, Cer_max — Cerastium maximum, D_pu — Dryas punctata, Dr_al — Draba alpina, Dr_hi — Draba hirta, Eq_ar — Equisetum arvense, Er_med — Eriophorum medium, Fo — Festuca ovina, Ju_bi — Juncus biglumis, Halp — Hierochloë alpina, La_mi — Lagotis minor, Lu_co — Luzula confusa, My_as — Myosotis asiatica, Pol_ac — Polemonium acutiflorum, Pe_oe — Pedicularis oederi, Ra_bor — Ranunculus borealis, Ra_py — R. pygmaeus, Rub_ch — Rubus chamaemorus, Sgl — Salix glauca, Sla — S. lanata, Snu — S. nummularia, Spo — S. polaris, Sax_ce — Saxifraga cernua, Sax_hi — S. hieracifolia, Sax_ni — S. nivalis, Se_at — Senecio atropurpureus, Vvi — Vaccinium vitis-idaea, Vu — V. uliginosum.*

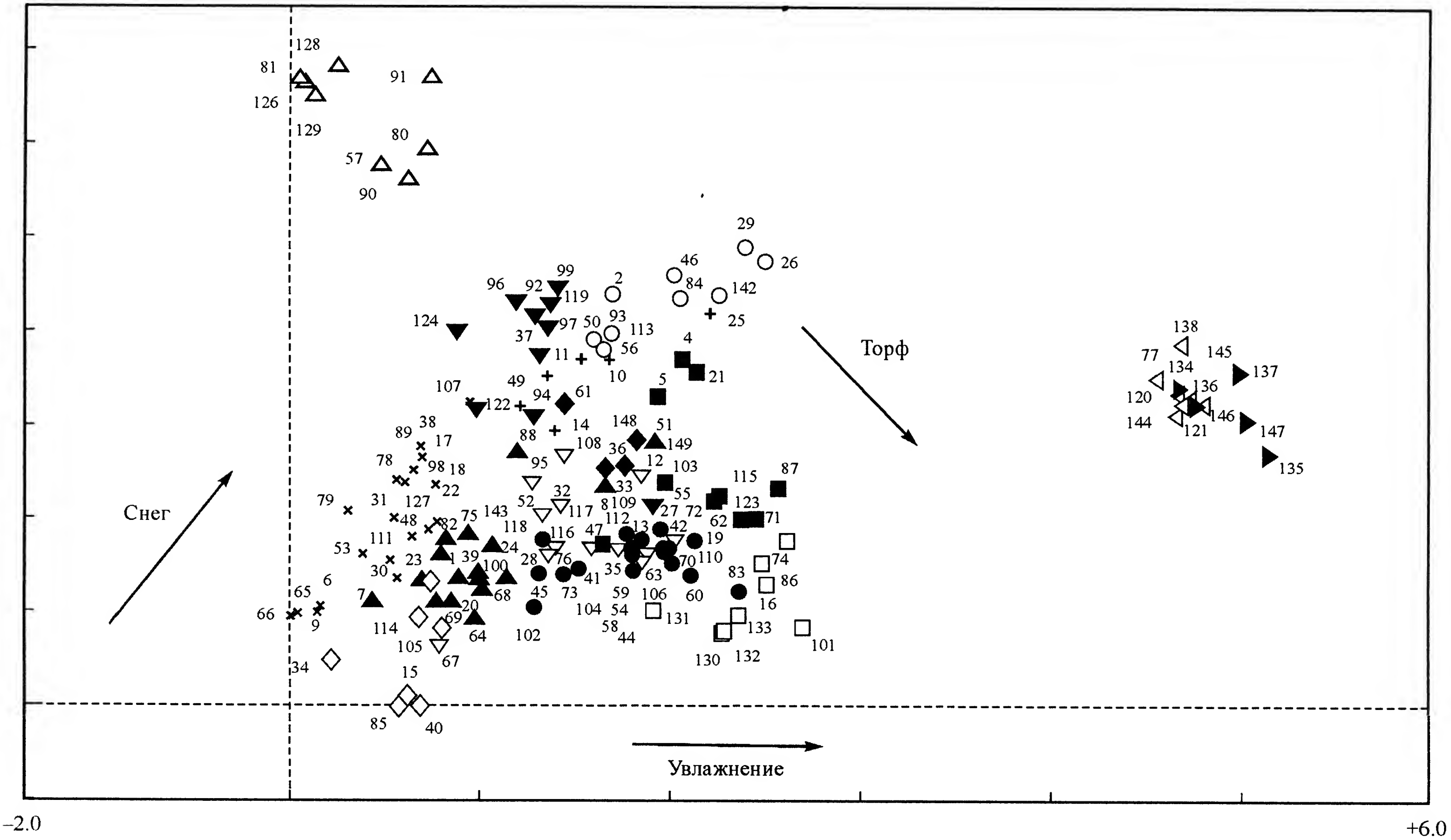


Рис. 6. Диаграмма DCA-ординации описаний в многомерном пространстве.

Описания, отнесенные экспертно в поле к разным типам экотопов (табл. 1), разными значками. Направления основных осей вариации указаны стрелками.

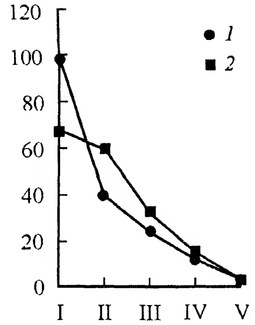


Рис. 7. Распределение видов по баллам широты экологической амплитуды (*1*) и ландшафтной активности (*2*).

По оси абсцисс — баллы, по оси ординат — число видов.

только флористические данные исходных описаний. Результаты оказались вполне реалистичны и интерпретируемы, согласуются с нашими традиционными представлениями и подтверждают их математически. Результат DCA подтверждает наш вывод, что важнейший градиент в условиях Гыданского п-ова связан с увлажнением. Положение каждой точки (описания) на диаграмме отражает ее отношения с множеством факторов среды. На рис. 6 видно, что только небольшая часть точек сильно обособлена, большинство их находятся в расплывчатом скоплении. Анализ распределения описаний (наиболее сухие экотопы — дренированные склоны, взлобки и оползни — на одном краю диаграммы, болота и мочажины — обособленно на другом) подтверждает, что 1-я ось связана с фактором увлажнения. Она важнейшая: вклад фактора — 0.631. Длина градиента довольно велика — 5.1 S.D. Вычленить другие оси сложнее, на двумерном рисунке их реальное положение искажено. По расположению описаний на рис. 6 можно предположить, что 2-я ось связана со снегонакоплением (по расположению нивальных участков и ивняков в депрессиях, где накапливается снег и взлобки и склоны, откуда он сдувается) и еще одна ось — со степенью минерализации/оторфованности субстрата (торфяные бугры оказались в нижней части диаграммы, а оползни — в самом верху). Облегчает такую интерпретацию наложение диаграммы ординации видов (рисунок не приводится), где виды распределились согласно своему экологическому оптимуму и практически визуализировались выделявшиеся мною флороценотические комплексы. Вклад фактора по второй оси — 0.396, а длина градиента — 3.4 S.D. Значение 3-й оси существенно меньше (0.184 и 2.6 S.D.). Однако доля вариации растительности, объясняемая вычлененными осями, невелика, 12 % объясняется первой осью, а всеми тремя — 22 %, что говорит о многообразии факторов, влияющих на распределение растительности.

Анализ ландшафтной и парциальной активности видов. Анализ распределения видов локальной флоры по ступеням ландшафтной активности (ЛА) (табл. 2, рис. 7) показывает очень большое количество неактивных (67) и низкоактивных (59) видов. Особоактивные — те же виды, что и в «Тиникяха»: 2 гипоарктоальпийских (*Poa alpigena* subsp. *alpigena, Bistorta vivipara*) и 1 арктический (*Salix reptans*). Практически совпадают и наборы высокоактивных (15) и среднеактивных (32) видов (см.: Хитун, 2002), что подтверждает, отмеченное нами ранее в других подзонах (Хитун, 1998) постоянство набора видов с повышенной активностью в пределах подзоны. Среди высокоактивных видов преобладают аркто-альпийские (*Salix nummularia, S. polaris, Saxifraga cernua, S. nelsoniana, Dryas punctata*) и гипоарктические (*Equisetum arvense* subsp. *boreale, Carex arctisibirica, Betula nana, Ranunculus borealis*), есть 2 собственно арктических (*Alopecurus alpinus, Calamagrostis holmii*), 1 метаарктический (*Carex concolor*), 1 гипоарктоальпийский (*Salix glauca*), 1 бореальный (*Festuca ovina*) и 1 арктобореальный вид (*Eriophorum polystachion*).

Кривая распределения видов по баллам ЛА (рис. 7) во флоре «Хальмеръяха» имеет близкую к параболической форму, тогда как во флоре «Тиникяха» она была одновершинной, с максимумом низкоактивных видов (Хитун, 2002). Причина, вероятно, в несколько переходном характере флоры «Хальмеръяха» и большом присутствии в районе редких видов, как бореальных, так и арктических. Баллы ЛА и широты экологической амплитуды совпадают не всегда (табл. 2), но кривые распределения по ним в данной флоре похожи (рис. 7). В процентном отношении доля видов с широкой экологической амплитудой (балл 3—5) несколько ниже, чем доля видов с таким же баллом активности.

Половину и более видов в составе ПФ представляют активные в районе виды (ЛА = 3—5). Они и обусловливают высокое сходство ПФ различных экотопов. Специфику типов, а чаще классов экотопов, отражает сравнительно небольшое количество стенотопных или гемистенотопных видов, часто малообильных, низкоактивных в ландшафте (табл. 1, 2). Наибольшее абсолютное число стенотопных видов в ПФ яров (38), коротких склонов (23), нивальных экотопов (25), сырых ивняков в депрессиях (23), в болотах (25, а доля — наибольшая, 70 %), оползней (23).

Большинство видов в сообществах Гыданской тундры имеют малое обилие, а потому и низкую парциальную активность (ПА) (табл. 2). Во всех ПФ (кроме болот) более 50 % состава приходится на долю видов с ПА = 1—2. Высший балл 7 не получил ни один вид, балл 6 поставлен в единичных случаях (*Salix glauca* — в ивняках в депрессиях, *Betula nana* — на шлейфах и на буграх, *Carex concolor* — в болотах и мочажинах). По 1—6 видов с ПА = 5 имеется во всех экотопах, кроме оползней. Наибольшее число их в ПФ водоразделов (6) и их пологих склонов (4), береговых валов (5), длинных (4) и коротких (5) крутых склонов. В условиях Гыданской тундры высокой можно считать ПА = 3—4. Наибольшая доля видов с высокой активностью (3—5) отмечена в экотопах с наиболее специфическими условиями (взлобки, нивальные, оползни, болота). Низкую парциальную активность обычно имеют редкие виды и случайные, более свойственные другим экотопам. В категорию редких попадают реликты, виды на пределе ареала или виды редких экотопов. На взлобках таких видов мало. Там в силу специфичности условий сформировался довольно устойчивый комплекс верных видов, которые встречаются на них практически по всему Гыданскому п-ову. Это справедливо и для нивальных подножий склонов. Наиболее специфические условия и наибольшее число стенотопных видов — в болотах. В силу небольшого богатства ПФ и меньшей конкуренции многие из них встречаются в большом обилии, потому в болотах наибольшая доля (55 %) видов с повышенной активностью. Весьма специфические условия и на оползнях, и стенотопных видов на них много, но доля видов с высокой ПА — наименьшая. Причина в том, что на свежих оползнях низкое общее проективное покрытие, а потому и низкая ПА видов, составляющих флористическое ядро.

Обсуждение и выводы

Учитывая географическое положение района и фациальную неполночленность ландшафта (обусловившую выпадение видов псаммофитного и галофитного комплексов), богатство локальной флоры «Хальмеръяха», т. е. гамма-разнообразие, для своего региона очень высокое. Оно такое же, как в расположенной значительно южнее «Тиникяха», выше, чем в центрально-ямальских флорах (Ребристая, Хитун, 1998), но ниже, чем в низовьях р. Рагозинка на Таймыре (Матвеева, Заноха, 1997). Сходство видового состава флоры «Хальмеръяха» наибольшее с «Тиникяхой» (84 %) и несколько ниже с центрально-ямальской флорой «Нгаранато» (77.5 %) и с «Рагозинкой» (71 %). Богатство флоры «Хальмеръяха» обусловлено большим числом бореальных и гипоарктических видов, существующих здесь благодаря специфике климата. Многие из бореальных видов находятся на границе своего ареала и впервые отмечены столь северно в регионе (*Equisetum palustre, Veratrum lobelianum, Trollius asiaticus, Ranunculus monophyllus, Rubus arcticus*). Другой причиной богатства является присутствие значительного числа видов арктической фракции, отсутствовавших в низовьях р. Тиникяха (*Pleuropogon sabinii, Deschampsia glauca, Eriophorum callitrix, Tofieldia coccinea, Cerastium alpinum, Ranunculus affinis, R. sulphureus, Draba alpina, D. pauciflora, Potentilla hyparctica, Androsace triflora, Eritrichium villosum, Taraxacum arcticum* и др.). Часть из упомянутых — сибирские виды, их доля во флоре «Хальмеръяха» несколько больше, чем в «Тиникяхе».

Таксономические и широтно-географические показатели флоры «Хальмеръяха» типичны для флор региона в подзоне северных гипоарктических тундр. Они, а также состав и структура зональных и интразональных сообществ свидетельствуют о принадлежности исследованного района именно к этой подзоне.

Различия в видовом богатстве ПФ обусловлены экологическими условиями в экотопах, и диапазон их практически одинаков во всех изученных на Гыданском п-ове флорах, независимо от подзонального положения (Хитун, 1998, 2002). В зональных сообществах этой подзоны на Таймыре альфа-разнообразие достигает 50—60 видов сосудистых растений (Матвеева, 1998), на Гыданском п-ове оно значительно ниже. Одной из причин бедности сообществ Гыданской тундры может быть широкое распространение олиготрофных оторфованных грунтов, препятствующих росту минеротрофных (преимущественно арктических) видов, зональные сообщества на Таймыре менее сомкнутые, с большей долей минеральных пятен. При учете только сосудистых растений самыми богатыми в исследованной флоре оказываются сообщества крутых склонов.

Внутриландшафтная структура флоры в общем типична для Гыданского п-ова, но представляет собой ее неполный или упрощенный вариант, что обусловлено исключительно ландшафтно-эдафическими условиями района работ. Единообразие геоморфологических условий обусловило очень низкий (даже для Западносибирской Арктики) уровень бета-разнообразия, иными словами очень большое флористическое единство территории. Нами отмечалась тенденция к уменьшению бета-разнообразия и к увеличению флористического единства территорий к северу (Хитун, 1998, 2002), поскольку с общим увеличением суровости климата специфика отдельных экотопов стирается, а кроме того при общем обеднении флоры увеличивается доля гемиэвритопных видов, усиливающих сходство состава ПФ различных типов экотопов. В данном случае эта тенденция наложилась на ландшафтные особенности территории.

Применение статистических методов позволило оценить математически экологические градиенты территории. Довольно низкие значения вкладов факторов также подтверждают гомогенность условий среды, наиболее выраженным является градиент по условиям увлажнения. На диаграмме ординации DCA можно наметить также оси, соответствующие условиям снегонакопления и степени минерализации/оторфованности субстрата.

В составе как флоры в целом, так и всех ПФ абсолютно преобладают циркумполярные виды. В спектре широтных элементов локальной флоры преобладают арктические виды, а в составе ПФ — аркто-альпийские. Последние наряду с гипоарктическими и гипоарктоальпийскими преобладают и среди наиболее (балл 4—5) активных видов.

Анализ распределения видов по ступеням ландшафтной активности (параболическая кривая) показывает преобладание неактивных и низкоактивных видов. Повышенное количество неактивных видов отмечалось нами в южных тундрах на Тазовском п-ове (Хитун, 1998), где многие бореальные виды находились на пределе ареала и были встречены 1—2 раза в единичном обилии. Форма кривой распределения в центральной части подзоны в «Тиникяха» — одновершинная, с максимумом низкоактивных видов, как и на Таймыре (Матвеева, 1998). О специфичности формы этих кривых в разных подзонах на Таймыре пишет Н. В. Матвеева (1998). Мне кажется, что в пунктах, расположенных в центральной части подзоны, это справедливо, но близ границ подзон возможны отклонения от этой специфической формы и таковым может быть повышенная доля неактивных видов. В ПФ экотопов наибольшую долю составляют виды с низкой парциальной активностью. Относительная доля видов с повышенной ПА больше в наиболее специфических по условиям экотопах, где понижена конкуренция, а также в самых благоприятных экотопах с полидоминантными сообществами. В последних, а также в сырых ивняках отмечено большее количество редких видов. Эти экотопы, учитывая их небольшие площади, требуют наиболее бережного отношения.

Благодарности

Благодарю своих экспедиционных помощников — А. А. Аверьянова, Т. Д. Куваеву, А. В. Денисова за обеспечение быта в полевом лагере, И. В. Чернядьеву и И. Н. Урбанавичене за помощь в определении мохообразных и лишайников, В. В. Петровского, О. В. Ребристую, Н. А. Секретареву и Б. А. Юрцева за разнообразные консультации и замечания по рукописи, А. А. Зверева за помощь в использовании программ IBIS и STATISTICA. G. V. Semenova (Uppsala University) и H. Hytteborn (Norwegian University of Science and Technology, Trondheim) помогали в освоении нумерических методов анализа растительности. Работа выполнена по плановой тематике Ботанического ин-та при поддержке стипендии Norwegian Research Council и личной помощи J. Prudhomme (Linnean Botanical Society, Lyon).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 189 с.

Андреев М. П. Флора лишайников низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 39—50.

Арктическая флора СССР. М.; Л., 1960—1987. Т. I—X.

Атлас Тюменской области. М.; Тюмень, 1971. Вып. 1.

Афонина О. М., Чернядьева И. В. Мхи Российской Арктики: список видов и библиография // Arctoa. 1995. № 5. С. 99—142.

Городков Б. Н. Растительность тундровой зоны СССР. М.; Л., 1935. 142 с.

Заноха Л. Л. Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 7. С. 925—932.

Зверев А. А. Сравнительный анализ флор с помощью компьютерной системы «IBIS» // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 284—288.

Марина Л. В. Сравнительный анализ флор речных бассейнов и их экотопологическая структура // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики / Отв. ред. Б. А. Юрцев. Л., 1987. С. 101—117.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Флора сосудистых растений северо-западной части полуострова Таймыр // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 12. С. 1—19.

Миркин Б. Н., Розенберг Г. С., Наумова Л. Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М., 1989. 223 с.

Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Парциальные флоры двух смежных ландшафтов подзоны типичных тундр Центрального Таймыра: эколого-топологическая дифференциация // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 28—47.

Программы флористических исследований разной степени детальности // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 219—229.

Ребристая О. В. Сосудистые растения болотных сообществ полуострова Ямал // Сибирский экологический журнал. 2000. № 5. С. 585—595.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Флора сосудистых растений низовьев реки Чугорьяха (юго-западная часть Гыданского полуострова, Западносибирская Арктика) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 68—77.

Ребристая О. В., Хитун О. В. Ботанико-географические особенности флоры Центрального Ямала // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 37—52.

Семкин Б. И. Дескриптивные множества и их приложение // Исследование систем. 1. Анализ сложных систем. Владивосток, 1973. С. 83—94.

Справочник по климату СССР. Л., 1995. Вып. 17. Ч. II. 129 с.

Украинцева Н. Г. Ивняковые тундры Ямала как индикатор засоленности мерзлых пород // Фундаментальные исследования криосферы Земли в Арктике и Субарктике (итоги и перспективы) / Тез. докл. годичного собрания. Пущино, 1996. С. 121—122.

Хитун О. В. Флористическая характеристика экотопов двух локальных флор на Тазовском полуострове (Западная Сибирь) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 10. С. 1466—1476.

Хитун О. В. Анализ экотопологической структуры двух локальных флор на Тазовском полуострове (север Западной Сибири) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1561—1570.

Хитун О. В. Сравнительный анализ локальных и парциальных флор в двух подзонах Западносибирской Арктики (полуострова Гыданский и Тазовский) // Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики. СПб., 1998. С. 173—201.

Хитун О. В. Внутриландшафтная структура флоры низовьев реки Тиникяха (северные гипоарктические тундры, Гыданский полуостров) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 8. С. 1—24.

Хитун О. В., Ребристая О. В. Растительность и экотопологическая структура флоры окрестностей мыса Хонорасале (арктические тундры Гыданского полуострова) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 12. С. 21—37.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юрцев Б. А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3—22.

Юрцев Б. А. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987. С. 13—28.

Юрцев Б. А. Эколого-биологическая структура биологического разнообразия и стратегия его учета и охраны // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С. 7—21.

Юрцев Б. А., Катенин А. Е., Королева Т. М. и др. Опыт создания сети пунктов мониторинга биоразнообразия азиатской Арктики на уровне локальных флор: зональные тренды // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 9. С. 1—27.

Юрцев Б. А., Петровский В. В. Флора окрестностей бухты Сомнительной: сосудистые растения // Арктические тундры острова Врангеля. СПб., 1994. С. 7—66.

Forbes B. C. The importance of bryophytes in the classification of human-disturbed high arctic vegetation // J. Vegetation. Sci. 1994. Vol. 5. P. 877—884.

Forbes B. C., Sumina O. I. Comparative ordunation of Low Arctic vegetation recovering from disturbance: reconciling two contrasting approaches for field data collection // Arctic, Antarctic and Alpine Researh. 1999. Vol. 31. N 4. P. 389—399.

Hill M. O. TWINSPAN: a FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ecology and Systematics. Cornell University, Ithaca, NY, 1979.

Kent M., Coker P. Vegetation description and analysis: a practical approach. London, Boca Raton, Florida, 1992. 363 p.

Magurran A. E. Ecological diversity and its measurement. Grom Helm, London, 1988. 180 p.

Økland R. H. Vegetation ecology: theory, methods and application with reference to Fennoscandia. 1990. Sommerfeltia supplement (1). 216 p.

Ter Braak C. J. F., Smilauer P. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA). 1998. 352 p.

Whittaker R. H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 21. N 2—3. P. 213—251.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Vegetation Sci. 1994. Vol. 5. P. 765—774.

SUMMARY

Flora of the Khalmeryakha River middle reaches (north of the Gydansky Peninsula) was studied. It numbers 176 taxa of vascular plants (81 genera, 34 families). The vegetation is characterized and habitat types are distinguished in the region. List of species with their distribution between habitat types and scores of partial activity in habitats, landscape activity and ecological tolerance is given. Species appliance to geographical (latitudinal and longitudinal) elements is also mentioned, and geographical structure of the flora and partial floras are analyzed. The flora composition and the character of vegetation give an evidence that the territory belongs to the subzone of the northern hypoarctic tundra in spite of present schemes of zonal subdivision of the region. The vegetation cover is analyzed by the traditional methods of comparative floristics and methods of multivariate statistics, the comparability of the results is shown. Intralandscape structure of the flora reflects homogeneity and floristic uniformity of the landscape. Large similarity between partial floras of different habitat types is caused by the essential role of species with high landscape activity in their compound. Large (for this subzone) number of non-active (mainly hypoarctic and boreal) species is connected with the transitional character of the flora caused by its northern location and unusually warm climate.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.261. 56 (574)

© О. В. Бородулина

РОД *NAVICULA* (*BACILLARIOPHYTA*) В ВОДОЕМАХ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

O. V. BORODULINA. THE GENUS *NAVICULA* (*BACILLARIOPHYTA*) IN THE WATERBODIES OF THE NORTHERN KAZAKHSTAN

Костанайский государственный университет им. А. Байтурсынова
458000 Костанай, ул. Тарана 118
Тел. (3142) 542409
E-mail:borodulinaov@rambler.ru

Поступила 24.09.2002
Окончательный вариант получен 09.04.2003

Приведены результаты изучения рода *Navicula* в реках и озерах Северного Казахстана. Даны краткие описания 54 видов из 6 секций, расширен список видов для территории СНГ и Казахстана.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Navicula*, Северный Казахстан, таксономический обзор, видовой состав.

Настоящая статья является завершением серии статей с описанием диатомовых водорослей водоемов Северного Казахстана (Бородулина, 1992; Бородулина, Макарова, 1993, 1995, 1996). Род *Navicula* Bory — один из многочисленных в континентальных водоемах. В реках и озерах Северного Казахстана он представлен 54 видами и разновидностями, из которых ранее не указывались для стран СНГ и России *Navicula absoluta* Hust., *N. clementoides* Hust., *N. suecorum* var. *dismutica* (Hust.) L.-Bert. Новыми для Казахстана являются *Navicula cohnii* (Hilse) L.-Bert., *N. concentrica* Cart., *N. duerrenbergiana* Hust., *N. erifuga* L.-Bert., *N. goeppertiana* (Bleisch.) Smith., *N. margalithii* L.-Bert., *N. menisculus* var. *upsaliensis* Grun., *N. mutcopsis* V. N., *N. oppugnata* Hust., *N. subhamulata* Grun.

За последние 10 лет в систематике рода произошли существенные изменения. Новые данные по тонкой структуре панциря, форме пластид, строению пиреноидов, а также по половому размножению многих видов позволили выделить из рода *Navicula* самостоятельные роды — *Placoneis* Cox, *Sellaphora* Mann, *Cosmioneis* Mann et Stickle, *Luticula* Mann, *Craticula* Mann, *Aneumastus* Mann и др. До сих пор окончательно не установлены видовой состав новых родов и их принадлежность к тому или иному семейству. Поэтому в статье использована традиционная система рода с указанием таксономических комбинаций, сделанных в последнее время, предложенная F. Schütt и F. Husted (Макарова, 1986) с дополнениями и изменениями K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986).

Материал был собран в реках Тобол и Ишим, а также в притоках Тобола: реках Убаган, Шортанды, Аят, Тогузак и Жалкуар, в озерах Таласколь, 1-е и 2-е соленые и Каменное. Всего было изучено 703 пробы планктона и бентоса.

Микрофотографии выполнены автором на световом микроскопе МБИ-3 с использованием объективов апохромат 100/1.32 и 60/0.7 и фотонасадки МФН—3, небольшая часть материала изучена в сканирующем электронном микроскопе JSM-35 C.

Секция *Lineolatae* Cl.

Створки ланцетные или эллиптические. Штрихи поперечно исчерченные (линеолированные), более или менее радиальные, на концах конвергентные, иногда пунктирные. Среднее поле разной величины, нередко поперек расширенное.

Navicula tripunctata (O. Müll.) Bory. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 95, fig. 27, *1—3*.

Створки линейно-ланцетные, 30—70 мкм дл., 6—10 мкм шир. Центральное поле округлой формы, штрихи почти параллельные, слегка радиальные, на концах слабо конвергентные, 8—12 в 10 мкм. (Табл. I, *1*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично часто.

N. margalithii L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 95, fig. 26, *3*, *4*; fig. 27, *4—6*.

Створки линейно-ланцетные до линейных, 30—70 мкм дл., 8—10 мкм шир. Центральное поле маленькое, асимметричное. Штрихи в центре радиальные, затем параллельные, на концах конвергентные, 10—12 в 10 мкм. (Табл. I, *2*).

В притоках р. Тобол, редко.

N. recens (L.-Bert.) L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 95, fig. 27, *7—11*.

Створки эллиптически-ланцетные, 20—40 мкм дл., 5.5—9 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Штрихи от почти параллельных до сильно радиальных, 11—14 в 10 мкм. (Табл. I, *3*).

В притоках р. Тобол, редко.

N. radiosa Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 99, fig. 29, *1—4*.

Створки узколанцетные, постепенно суженные к остро закругленным концам, 50—120 мкм дл., 10—15 мкм шир. Центральное поле расширенное, более или менее ромбическое. Штрихи радиальные, на концах конвергентные, 9—13 в 10 мкм. (Табл. I, *4*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично редко.

N. lanceolata (Ag.) Ehr. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 100, fig. 29, *5—7*.

Створки ланцетные, постепенно суженные к остро закругленным концам, 30—60 мкм дл., 9—12 мкм шир. Центральное поле довольно широкое, округлое. Штрихи радиальные, на концах конвергентные, 10—14 в 10 мкм. (Табл. I, *5*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично редко.

N. peregrina (Ehr.) Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 100, fig. 30, *1*.

Створки ланцетные, 50—150 мкм дл., 10—50 мкм шир. Центральное поле большое, поперечно-эллиптическое. Штрихи радиальные, на концах слегка конвергентные, грубые, отчетливо линеолированные, 6—8 в 10 мкм. (Табл. I, *6*).

Мезогалоб.

В р. Тобол, редко.

N. rhynchocephala Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 101, fig. 31, *1*, *2*.

Створки от широко- до слегка ланцетных с клювовидными или головчатыми концами, 35—60 мкм дл., 8—12 мкм шир. Центральное поле поперек расширенное, ближе к овальному. Штрихи радиальные, на концах конвергентные, 7—13 в 10 мкм. (Табл. I, *7*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично нередко.

N. slesvicensis Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 102, fig. 31, *3—5*.

Створки ланцетные с широко клювовидными концами, 25—60 мкм дл., 8—11 мкм шир. Центральное поле слегка расширенное поперек. Штрихи от сильно до слабо радиальных, на концах слабо конвергентные, 8—10 в 10 мкм. Линеолы грубые, 25 в 10 мкм. (Табл. I, *10*).

Олигогалоб, галофил.

По всему Северному Казахстану, единично нередко.

N. subrynchocephala Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 102, fig. 31, *6*, *7*.

Створки ланцетные с концами от клювовидных до головчатых, 20—45 мкм дл., 5.5—9 мкм шир. Центральное поле от маленького до достаточно большого, поперечно эллиптическое. Штрихи слегка радиальные, на концах конвергентные, 12—17 в 10 мкм. (Табл. I, *8*).

В р. Тобол и притоках, единично нередко.

N. cryptocephala Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 102, fig. 31, *8—14*.

Створки ланцетные со слабо клювовидно-головчатыми концами, 20—40 мкм дл., 5—8 мкм шир. Центральное поле средних размеров, более или менее округлое. Штрихи радиальные, на концах конвергентные, 14—17 в 10 мкм. (Табл. I, *9*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол и притоках, единично часто.

N. veneta Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 104, fig. 32, *1—4*.

Створки от линейно- до ромбически-ланцетных, 13—30 мкм дл., 5—6 мкм шир. Центральное поле небольшое, округлое. Штрихи слабо радиальные, на концах конвергентные, 14—15 в 10 мкм.

Олигогалоб, галофил.

В р. Тобол и ее притоках, единично — очень часто.

N. capitatoradiata Germ. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 105, fig. 32, *12—15*.

Створки ланцетные с оттянутыми клювовидными концами, 25—45 мкм дл., 7—10 мкм шир. Центральное поле маленькое. Штрихи радиальные, на концах слегка конвергентные, 11—15 в 10 мкм (Табл. I, *11*).

В р. Тобол и ее притоках, единично — очень часто.

N. menisculus Schumann var. *menisculus* — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 105, fig. 32, *18—25*.

Створки широколанцетные с коротко оттянутыми клювовидными концами, 15—50 мкм дл., 7—12 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Штрихи большей частью радиальные, на концах параллельные, 8—12 в 10 мкм. (Табл. I, *12*).

N. menisculus var. *upsaliensis* Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 105, fig. 32, *16*, *17*.

Центральное поле расширено поперек, штрихи более радиальные. (Табл. I, *13*).

В р. Тобол и притоках, единично — в массе.

N. cryptotenella L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 106, fig. 33, *9—11*, *13—17*.

Створки от слегка ланцентных до ромбически-ланцетных, 14—40 мкм дл., 5—7 мкм шир. Центральное поле маленькое, нечеткой формы. Штрихи радиальные, на концах от параллельных до конвергентных, 14—16 в 10 мкм. (Табл. I, *14*).

В р. Тобол и притоках, единично очень часто.

N. digitoradiata (Greg.) Ralfs. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 108, fig. 34, *1—9*.

Створки от линейно-ланцетных до ланцетных, 25—80 мкм дл., 7—28 мкм шир. Центральное поле средней величины, ромбическое. Штрихи радиальные, на концах параллельные или слегка конвергентные, 7—14 в 10 мкм. (Табл. I, *15*).

Мезогалоб.

По всему Северному Казахстану, единично редко.

N. salinarum Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 110, fig. 35, *5—8*.

Створки широколанцетные, слегка головчатые на концах, 20—40 мкм дл., 12—18 мкм шир. Среднее поле округлой формы. Штрихи сильно радиальные, на концах параллельные до конвергентных, 13—17 в 10 мкм.

Мезогалоб.

В притоках р. Тобол, единично редко.

N. viridula (Kütz.) Ehr. var. *viridula* — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 114, fig. 37, *1*, *2*.

Створки ланцетные до линейно-ланцетных с более или менее оттянутыми концами, 34—100 мкм дл., 7—15 мкм шир. Центральное поле большое, округлое. Штрихи радиальные, на концах конвергентные, 7—14 в 10 мкм.

N. viridula var. *rostellata* (Kütz.) Cl. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 115, fig. 37, *5—9*.

Отличается от типовой разновидности более мелкими размерами: 34—50 мкм дл., 7—10 мкм шир. и более оттянутыми концами. (Табл. I, *19*).

Олигогалоб, галофил.

По всему Северному Казахстану, особенно разновидность, единично в массе.

N. erifuga L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 116, fig. 38, *5—9*.

Створки ланцетные с тупо или острозакругленными концами, 22—35 мкм дл., 5—7 мкм шир. Центральное поле небольшое, расширенное. Штрихи слабо радиальные, на концах конвергентные, 12—15 в 10 мкм. (Табл. I, *24*).

Олигогалоб, галофил.

В р. Тобол и притоках, единично часто.

N. gregaria Donk. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 116, fig. 38, *10—15*.

Створки от ланцетных до эллептически-лацентных с оттянутыми концами разной формы, 13—42 мкм дл., 5—9 мкм шир. Центральное поле маленькое, часто слегка расширенное. Штрихи слабо радиальные, на концах конвергентные, 13—22 в 10 мкм. (Табл. I, *17*, *18*).

Мезогалоб.

По всему Северному Казахстану, единично — в массе.

N. concentrica Carter. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 113, fig. 36, *10—12*.

Створки ланцетные с остро закругленными концами, 40—75 мкм дл., 9—12 мкм шир. Центральное поле расширенное, слегка асимметричное. Штрихи радиальные, 8—11 в 10 мкм.

Олигогалоб, галофил.

В р. Тобол и притоках, единично.

N. duerrenbergiana Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 119, fig. 39, *6—11*; fig. 26, *6*.

Створки линейные с тупыми или довольно острыми закругленными концами, 20—60 мкм дл., 4—6 мкм шир. Центральное поле практически отсутствует. Штрихи слабо радиальные, на концах параллельные, 12—15 в 10 мкм. (Табл. I, *16*).

В притоках р. Тобол, единично часто.

N. reinhardtii (Grun.) Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 120, fig. 40, *1*, *2*.

Створки от широко эллиптических до эллиптически-ланцетных, 35—70 мкм дл., 11—18 мкм шир. Центральное поле поперек расширенное. Штрихи радиальные, на концах часто параллельные, 7—9 в 10 мкм. (Табл. I, *20*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично нередко.

N. oppugnata Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 121, fig. 40, *8*, *9*.

Створки от ланцетных до линейно-ланцетных с тупо закругленными концами, 30—60 мкм дл., 8.5—12 мкм шир. Центральное поле небольшое, поперек расширенное. Штрихи слабо радиальные, 11—12 в 10 мкм. (Табл. I, *21*).

В р. Тобол, редко.

N. oblonga (Kütz.) Kütz. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 121, fig. 41, *2*.

Створки от линейных до линейно-ланцетных с широко закругленными концами, 70—200 мкм дл., 12—24 мкм шир. Центральное поле достаточно большое, хорошо очерченное. Штрихи радиальные до самых концов, 6—9 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, единично редко.

N. capitata Ehr. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 123, fig. 42, *1—11*.

Створки от линейно-ромбических до эллиптически-ланцетных, 10—47 мкм дл., 4—10 мкм шир. Центральное поле округлое, небольшое. Штрихи широкие, в середине радиальные, на концах конвергентные, 8—10 в 10 мкм. (Табл. I, *25*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, притоках, единично редко.

N. costulata Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 124, fig. 42, *13—15*.

Створки от ланцетных до ромбически-ланцетных с остро закругленными концами, 12—35 мкм дл., 4—7.5 мкм шир. Центральное поле расширенное до краев створки. Штрихи широкие, радиальные, на концах параллельные, 7—10 в 10 мкм. (Табл. I, *22*, *23*).

Олигогалоб, галофил.

В р. Тобол, единично нередко.

Секция *Orthostichae* Cl.

Створки имеют узкое осевое поле, слабо выраженное центральное поле. Штрихи параллельные, в виде продольных линий. Центральный узелок иногда образует ставрос.

N. cuspidata (Kütz.) Kütz. — *Craticula cuspidata* (Kütz.) Mann in Round. et al., 1990 : 666.

Створки ромбические, ланцетные с остро закругленными концами или эллиптически-ланцетные с клювовидными концами, 30—120 мкм дл., 13—30 мкм шир. Центральное поле отсутствует. Штрихи параллельные, 10—19 в 10 мкм. (Табл. II, *1*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично редко.

N. halophila (Grun.) Cl. — *Craticula halophila* (Grun.) Mann in Round et al., 1990 : 594.

Створки от ромбических до линейно-ланцетных с концами, оттянутыми или остро закругленными, 7—140 мкм дл., 5—8 мкм шир. Центральное поле не выражено или очень маленькое. Штрихи параллельные до слабо конвергентных на концах, 15—24 в 10 мкм. (Табл. II, *3*).

По всему Северному Казахстану, единично редко.

N. spicula (Hick.) Cl. — *Stauroneis spicula* Hick. in Hendey, 1977 : 280.

Створки узколанцетные до веретенообразных, 15—130 мкм дл., 4—13 мкм шир. Центральное поле очень узкое, центральный узелок в виде ставроса, расширенный до краев створки. Штрихи в середине слабо радиальные, затем параллельные, 25—30 в 10 мкм. (Табл. II, *2*).

Мезогалоб.

По всему Северному Казахстану, единично нередко.

Секция *Elginensisformes* Kramm., L.-Bert.

Створки эллиптические или широколанцетные, концы тупые, редко острозакругленные.

Тонкая структура ареол на створках позволяет выделить эту группу из секции *Lineolatae*. Так же как и секцию *Microstigmaticae*, ее характеризует наличие 1 или более стигм в центральном поле, иногда стигма отсутствует. Секция была выделена Lange-Bertalot, Krammer как группа видов (1986).

N. elginensis (Greg.) Ralfs. — *Placoneis elginensis* (Greg.) Cox, 1987 : 155, fig. 20—27, 34, 45, 46, 51.

Створки от широколинейных до широкоэллиптических, на концах от клювовидных до головчатых, 20—40 мкм дл., 8—15 мкм шир. Центральное поле очень изменчивое, поперек расширенное. Штрихи радиальные, на концах параллельные до слегка конвергентных, 8—12 в 10 мкм.

В притоках р. Тобол, единично редко.

N. pseudanglica L.-Bert. — *Placoneis pseudanglica* (L.-Bert.) Cox, 1987 : 155, fig. 47, 49, 50.

Створки эллиптические с короткими клювовидными тупо закругленными концами, 18—40 мкм дл., 8—14 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Стигма отсутствует. Штрихи сплошь радиальные, 9—12 в 10 мкм. (Табл. II, *4*, *5*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, единично редко.

N. clementis Grun. — *Placoneis clementis* (Grun.) Cox, 1987 : 155, fig. 28—33.

Створки эллиптические до ромбически-ланцетных, с оттянутыми, остро или туно закругленными концами, 15—50 мкм дл., 7—15 мкм шир. Центральное поле поперек расширенное с 2 (реже 1) стигмами. Штрихи сильно радиальные до концов, 8—15 в 10 мкм. (Табл. II, *6*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, единично редко.

N. climentioides Hust. — *Placoneis climentioides* (Hust.) Cox, 1987 : 155, fig. 39, 41, 43, 44.

Створки от линейно-эллиптических до эллиптически-ланцетных, 4—32 мкм дл., 7—12 мкм шир. Центральное поле от маленького до достаточно большого с 2 стигмами. Штрихи сплошь радиальные, в центре 13—14 в 10 мкм.

В р. Тогузак, единично.

N. decussis Østrup. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 141, fig. 47, *10—18*.

Створки от линейно-эллиптических до эллиптически-ланцетных с головчатыми концами, 15—27 мкм дл., 6—9 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое, в середине центрального узелка расположена стигма. Штрихи радиальные, на концах параллельные или слегка конвергентные, 14—18 в 10 мкм. (Табл. II, *7*, *8*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол и притоках, единично часто.

N. gastrum (Ehr.) Kütz. — *Placoneis gastrum* (Ehr.) Mereschkowsky in Cox, 1987 : 155, fig. 35.

Створки эллиптически-ланцетные с короткими и широкими тупо закругленными концами, 20—60 мкм дл., 8—20 мкм шир. Центральное поле достаточно большое, часто поперек расширенное. Штрихи сплошь радиальные, 8—13 в 10 мкм. (Табл. II, *9*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, малых озерах, единично редко.

N. placentula Hust. — *Placoneis placentula* (Ehr.) Heinzerling in Cox, 1987 : 155, fig. 38, 40, 42, 52, 53.

Створки эллиптически-ланцетные, с оттянутыми клювовидными тупо закругленными концами, 30—70 мкм дл., 12—28 мкм шир. Центральное поле от маленького до достаточно большого, эллиптическое. Штрихи сплошь радиальные, 6—9 в 10 мкм. (Табл. I, *10*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично нередко.

Секция *Muticaformes* Kramm., L.-Bert.

Створки от эллиптических до слегка ланцетных. Ветви шва с отчетливым конечным «расщепом». Большинство видов имеют стигмы, более или менее удаленные от центрального узелка. Поперечные штрихи неясно или грубо пунктирные.

N. goeppertiana (Bleisch) H. L. Smith. — *Luticola goeppertiana* (Bleisch) Mann in Round et al., 1990 : 670.

Створки от эллиптически- до ромбически-ланцетных, с концами от почти закругленных до тупо закругленных, 10—65 мкм дл., 6—15 мкм шир. Центральное поле почти достигает края створки. Изолированная стигма штрихообразная. Штрихи сплошь радиальные, 18—24 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, единично.

N. cohnii (Hilse) L.-Bert. — *Luticola cohnii* (Hilse) Mann in Round et al., 1990 : 670.

Створки от широкоэллиптических до линейно-эллиптических, с широко закругленными концами, 10—30 мкм дл., 16—12 мкм шир. Центральное поле широко простирается почти до краев створки. На нем располагается одиночная точечная стигма. Штрихи сплошь радиальные, отчетливо пунктирные, 15—20 в 10 мкм. (Табл. II, *11*).

Олигогалоб, галофил.

В реках Тобол и Тогузак, единично.

N. muticopsis V. H. — *Luticola muticopsis* (V. H.) Mann in Round et al., 1990 : 671.

Створки в центральной части эллиптические, на концах отшнурованные, головчатые, 10—25 мкм дл., 6—10 мкм шир. Центральное поле расширенное почти до краев створки с точечной стигмой. Штрихи сплошь радиальные, 15—20 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол, единично.

N. nivalis Ehr. — *Luticola nivalis* (Ehr.) Mann in Round et al., 1990 : 671.

Створки линейные, у мелких экземпляров линейно-эллиптические с четко волнистыми краями, 12—42 мкм дл., 5—13 мкм шир. Центральное поле расширенное почти до краев с 1 точечной изолированной стигмой. Штрихи сплошь радиальные, 15—20 в 10 мкм.

В р. Тобол, единично.

N. suecorum var. *dismutica* (Hust.) L.-Bert. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 156, fig. 63, *9—12*.

Створки от эллиптических до ромбически-ланцетных с нечетко выраженными волнистыми краями 15—50 мкм дл., 5—11 мкм шир. Центральное поле более или менее оформленное, эллиптическое, не достигает краев створки, имеет 1 изолированную стигму. Штрихи сплошь радиальные, 14—21 в 10 мкм. (Табл. II, *12*).

В р. Тобол, единично.

Секция *Microstigmaticae* Kramm., L.-Bert.

Створки у большей части видов ланцетные с узким осевым полем. Штрихи более или менее ясно пунктирные, точки образуют волнистые продольные ряды.

N. crucicula (W. Sm.) Donk. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 161, fig. 54, *1—13*.

Створки от эллиптических до ромбически-ланцетных, с различными концами, 35—100 мкм дл., 8-23 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Штрихи радиальные, на концах параллельные, 14—18 в 10 мкм. (Табл. II, *20*).

Мезогалоб.

В соленых озерах Северного Казахстана, единично редко.

N. protracta (Grun.) Cl. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 163, fig. 55, *5—10*.

Створки линейные, эллиптически-ланцетные или эллиптические, с плоско закругленными или головчатыми концами, 17—60 мкм дл., 5—10 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Штрихи от сильно до слегка радиальных, 14—20 в 10 мкм, на концах до 24 в 10 мкм. (Табл. II, *13*).

Мезогалоб.

По всему Северному Казахстану, единично часто.

Секция *Punctatae* Cl.

Створки у большей части видов эллиптические или ланцетные, штрихи более или менее пунктирные, радиальные. Большинство видов морские.

N. pusilla W. Sm. — *Cosmioneis pusilla* (W. Sm.) Mann et Stickle in Round et al., 1990 : 665.

Створки от эллиптических или эллиптически-ланцетных до линейных, с концами от клювовидных до головчатых, 24—70 мкм дл., 8—26 мкм шир. Центральное поле средней величины, от округлого до эллиптического. Штрихи сплошь радиальные или на концах параллельные, 15—18 в 10 мкм.

Мезогалоб.

В соленых озерах Северного Казахстана, редко.

Секция *Bacillares* Cl.

Створки линейные или эллиптически-ланцетные. Штрихи радиальные, разреженные на середине створки. На срединном продольном ребре более или менее выраженный конопеум. Конечные узелки грубые, поперек расширенные.

N. bacillum Ehr. — *Sellaphora bacillum* (Ehr.) Mann, 1989 : 2, fig. 1, 9.

Створки линейные с широко закругленными концами, 25—90 мкм дл., 10—20 мкм шир. Центральное поле расширенное. Штрихи сплошь радиальные, 12—16 в 10 мкм в центре створки, 22—24 в 10 мкм на концах. (Табл. II, *16*, *17*).

Олигогалоб, индифферент.

По всему Северному Казахстану, единично.

N. pupula Kütz. var. *pupula*. — *Sellaphora pupula* (Kütz.) Mann, 1989 : 2, fig. 2, 7.

Створки очень вариабельные, эллиптические или с головчатыми концами, 10—19 мкм дл., 5—21 мкм шир. Центральное поле поперек расширенное, его форма зависит от расположения штрихов. Штрихи радиальные, на концах от параллельных до конвергентных, 16—26 в 10 мкм. (Табл. II, *18*, *19*).

N. pupula var. *mutata* (Krasske) Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 190, fig. 68, *17—19*.

Створки широкоэллиптические, нередко с оттянутыми концами, 14—25 мкм дл., 6—8 мкм шир. (Табл. II, *14*, *15*).

Олигогалоб, индифферент, разновидность — галофил.

По всему Северному Казахстану.

N. subhamulata Grun. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 192, fig. 66: *32—34*, fig. 83, *4*.

Створки эллиптические с широко закругленными концами, 12—25 мкм дл., 4—7 мкм шир. Центральное поле не выражено. Штрихи радиальные, 26—30 в 10 мкм. (Табл. II, *23*, *24*).

В Верхнетобольском водохранилище, единично.

N. laterostrata Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 197, fig. 70, *22—24*.

Створки эллиптически-ланцетные с широко закругленными, иногда головчатыми концами, 20—36 мкм дл., 6—10 мкм шир. Центральное поле маленькое, округлое. Штрихи слабо или отчетливо радиальные, на концах от параллельных до конвергентных, 14—21 в 10 мкм. (Табл. II, *21*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол и притоках.

N. absoluta Hust. — Krammer, Lange-Bertalot, 1986 : 198, fig. 71, *15—21*.

Створки эллиптически-ланцетные с короткими и широко закругленными концами, иногда головчатыми, 10—20 мкм дл., 4—6 мкм шир. Центральное поле от маленького до средней величины, поперек расширенное. Штрихи слабо радиальные, на концах, конвергентные, иногда параллельные, 18—24 в 10 мкм.

В р. Тобол, единично.

Группа видов *Navicula tuscula* L.-Bert.

Створки линейно-эллиптические с головчатыми концами, штрихи образованы грубыми удлиненными точками.

2 вида выделяются в отдельную группу по особому строению шва.

N. tuscula Ehr. var. *tuscula*. — *Aneumastus tusculus* (Ehr.) Mann et Stickle in Round et al., 1990 : 663.

Створки от линейно-ланцетных до эллиптических, с оттянутыми клювовидными или головчатыми концами, 12—85 мкм дл., 7—22 мкм шир. Центральное поле узкое, неправильной формы. Штрихи сплошь радиальные, 7—14 в 10 мкм.

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол и притоках, единично редко.

N. tuscula Ehr. var. *stroesei* Østrup. — *Aneumastus stroesei* (Østrup) Mann et Stickle in Round et al., 1990 : 663.

Створки линейно-эллиптические с концами от клювовидных до головчатых, 30—70 мкм дл., 10—17 мкм шир. Центральное поле узкое, неправильной формы. Штрихи слабо радиальные, на концах параллельные, 12—18 в 10 мкм. (Табл. II, *22*).

Олигогалоб, индифферент.

В р. Тобол и притоках, единично часто.

Благодарности

Автор благодарит И. В. Макарову за идею создания серии статей и ценные советы при написании последней, а также Н. В. Ченцову и Л. А. Карцеву за помощь в микрофотографировании объектов в СЭМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородулина О. В. Новые виды диатомовых водорослей для водоемов Казахстана // Новости сист. низш. раст. 1992. Т. 28. С. 5—8.

Бородулина О. В., Макарова И. В. Род *Nitzschia* (*Bacillariophyta*) в верхнем течении реки Тобол и ее притоках // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 4. С. 87—97.

Бородулина О. В., Макарова И. В. Новые виды порядка *Thalassiosirales* (*Bacillariophyta*) для водоемов Казахстана // Новости сист. низш. раст. 1995. Т. 30. С. 3—7.

Бородулина О. В., Макарова И. В. Новые виды диатомовых водорослей из порядка *Raphales* (*Bacillariophyta*) для водоемов Казахстана // Новости сист. низш. раст. 1996. Т. 31. С. 17—20.

Макарова И. В. Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблема построения их филогенетической системы // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 6. С. 713—722.

Cox J. E. Placoneis Mereschkowsky: The re-evalution of diatom genus originally characterized by its chloroplast type // Diatom Research. 1987. Vol. 2. N 2. P. 145—157.

Hendey N. J. Note on *Stauroneis spicula*, a brackish water diatom // Nova Hedwigia. 1977. Bd 54. S. 281—290.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1 Teil: *Naviculaceae* // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1986. Bd 2. 875 S.

Mann D. G. The diatom genus *Sellaphora*: Separation from *Navicula* // Brit. Phicol. J. 1989. Vol. 24. N 1. P. 1—20.

Mann D. G., Stickle A. J. The genus *Craticula* // Diatom Research. 1991. Vol. 6. N 1. P. 79—107.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 747 p.

SUMMARY

Results of study of the genus *Navicula* (*Bacillariophyta*) in the rivers and lakes of the Northern Kazakhstan are presented. 54 species from 6 sections are described and provided by illustrations made using LM and SEM. 10 taxa of the diatoms are new to the Kazakhstan algal flora, 3 of them had never been recorded in the former Soviet Union.

УДК 582.29 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Н. В. Малышева

ЛИШАЙНИКИ МАЛЫХ ГОРОДОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

N. V. MALYSHEVA. LICHENS OF SMALLER TOWNS OF THE NORTH-WESTERN RUSSIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 22.05.2003

Изучен видовой состав лишайников малых городов Псковской, Новгородской и Вологодской областей. Выявлено 103 вида лишайников из 37 родов. Дана общая характеристика городской лихенофлоры (систематический, морфологический, эколого-субстратный, географический аспекты). Рассмотрено распределение лишайников на урбанизированных территориях.

Ключевые слова: лишайники, флора, малые города, национальные парки, Северо-Запад России.

Изучение городской флоры лишайников актуально с точки зрения биологического мониторинга окружающей среды. Примерно 68 % от общего числа городов нашей страны составляют малые города с населением менее 50 тысяч человек (Города..., 1998). Однако специальные исследования лишайников малых городов северо-запада России не проводились. Ранее автором статьи изучались лишайники городов Центра европейской части России, среди которых к малым городам относятся Заволожск, Плес, Фурманов, Юрьевец (Ивановская обл.) (Малышева, 1999). На территории национального парка «Себежский» (Псковская обл.) расположен г. Себеж, для которого нами приводилось 52 вида лишайников (Малышева, 2003). В статье, посвященной лишайникам Новгородской обл., О. А. Катаева (2002а) указывает для городов всего 33 вида (Пестово — 19 видов, Чудово — 11, Валдай — 2, Окуловка — 1). Однако, судя по описаниям («сосняк вересковый», «сосняк лишайниковый», «пастбище» и пр.) ею исследовались не городские территории, а окрестности городов.

Цель работы — изучение лихенофлоры малых городов северо-запада России: выявление видового состава лишайников, изучение их морфологического строения, распределения по местообитаниям, приуроченности к субстратам и географическим элементам, проведение сравнительного анализа между лихенофлорами отдельных городов, сравнение лихенофлоры урбанизированных территорий с естественной лихенофлорой, в том числе охраняемых территорий.

Материал и методика

В качестве объекта исследования были выбраны лишайники малых городов Псковской (Остров, Себеж), Новгородской (Старая Русса), Вологодской (Кириллов) областей. Изучение лишайников проводилось летом 2002 г. (г. Кириллов — 1996 г.). Территорию городов условно разбивали на квадраты 200 × 200 м, внутри которых осматривали субстраты, на которых обычно растут лишайники (кора деревьев, гниющая древесина — заборы, крыши построек, пни в парках и на кладбищах, почва, камни, фундаменты зданий и железобетонные конструкции, крыши из шифера, железа и пр.). Собрано и определено 2000 образцов лишайников. Определение проводилось по общепринятым методикам в лабораторных условиях.

При сравнении лихенофлор учитывались данные, полученные нами ранее по городам Ивановской обл. (Заволжск, Плес, Фурманов, Юрьевец) (Малышева, 1999), а также сведения, приводимые для городов Новгородской обл. Катаевой (2002а).

Среди деревьев и кустарников, на которых обнаружены лишайники были: *Larix sibirica* Ledeb. — лиственница сибирская, *Picea abies* (L.) Karst. — ель обыкновенная, *P. pungens* Engelm. — ель колючая, *Pinus sibirica* Du Jour. — кедровая сосна, *P. sylvestris* L. — сосна обыкновенная, *P. strobus* L. — сосна Веймутова, *Thuja occidentalis* L. — туя западная, *Acer negundo* L. — клен ясенелистный, *A. platanoides* L. — клен остролистный, *A. tataricum* L. — к. татарский, *Aesculus hippocastanum* L. — каштан конский, *Amelanchier ovalis* Medik. — ирга овальная, *Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot — арония черноплодная, *Betula pendula* Roth — береза повислая, *Caragana arborescens* Lam. — карагана древовидная, *C. frutex* (L.) C. Koch — карагана кустарниковая, *Cerasus vulgaris* Mill. — вишня обыкновенная, *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt — кизильник черноплодный, *Corylus avellana* L. — лещина обыкновенная, *Crataegus sanguinea* Pall. — боярышник кровавокрасный, *Fraxinus excelsior* L. — ясень обыкновенный, *F. pennsylvanica* Marsh. — ясень пенсильванский, *Hippophae rhamnoides* L. — облепиха, *Lonicera tatarica* L. — жимолость татарская, *Malus domestica* Borkh. — яблоня домашняя, *Quercus robur* L. — дуб черешчатый, *Padus avium* Mill. — черемуха обыкновенная, *Populus alba* L. — тополь серебристый, *P. balsamifera* L. — тополь бальзамический, *P. suaveolens* Fisch. — т. душистый, *P. nigra* L. — т. черный, *P. tremula* L. — осина, *Prunus domestica* L. — слива домашняя, *Pyrus communis* L. — груша обыкновенная, *Rhamnus cathartica* L. — жостер слабительный, *Robinia pseudoacacia* L. — белая акация, *Salix alba* L. — ива белая, *S. caprea* L. — ива козья, *S. fragilis* L. — ива ломкая, *Sorbus aucuparia* L. — рябина обыкновенная, *Syringa vulgaris* L. — сирень обыкновенная, *Tilia cordata* Mill. — липа мелколистная, *Ulmus laevis* Pall. — вяз гладкий, *U. glabra* Huds. — вяз шершавый, *Viburnum opulus* L. — калина обыкновенная.

Результаты и обсуждение

На территории малых городов северо-запада европейской части России нами выявлено 103 вида лишайников из 37 родов. Приводим список лишайников с указанием местонахождения и субстрата (подробное перечисление субстратов необходимо в том числе и для дальнейшего мониторинга окружающей среды).

Список видов лишайников малых городов северо-запада России

Acrocordia gemmata (Ach.) Massal. — Чудово: на ветвях тополя у ж.-д. вокзала (Катаева, 2002a).

Acarospora impressula Th. Fr. — Пестово: на гранитном валуне на берегу р. Молога (Катаева, 2002a).

Amandinea punctata (Hoffm.) Coppins — Себеж: на коре березы на кладбище; Старая Русса: парк курорта — на коре липы.

Bacidia friesiana (Hepp) Körb. — Себеж: на коре тополя бальзамического у хлебозавода.

B. naegelii (Hepp) Zahlbr. — Себеж: на коре ивы ломкой; Остров: на коре клена остролистного в крепости; Старая Русса: парк курорта — на коре туи западной, осины, липы.

Bryoria implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. — Кириллов: на коре березы.

B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. — Кириллов: на коре тополя.

B. subcana (Nyl. et Stiz.) Brodo et D. Hawksw. — Кириллов: на коре березы.

Caloplaca cerina (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. — Старая Русса: парк курорта — на коре тополя бальзамического.

C. decipiens (Arnold) Blomb. et Forssel. — Себеж: на силикатных кирпичах и строительном растворе; Остров: на железобетонном столбе в крепости, железобетонных ступенях спуска к р. Великой в парке; Кириллов: на кирпичах и строительном растворе Московской башни Кирилло-Белозерского монастыря.

C. holocarpa (Hoffm. ex Ach.) A. E. Wade — Себеж: на стволе, веточках и шишках лиственницы, на коре клена остролистного, яблони, груши, рябины; на гнилом деревянном столбе; железобетонном надгробии на кладбище, на кирпичной ограде; Остров: на коре ясеня обыкновенного в парке, на железобетонном столбе в крепости; Старая Русса: на коре липы, рябины, каштана, клена ясенелистного, на железобетонном столбе; Чудово: на ветках тополя, стволе клена, на старой опоре моста через р. Кересть (Катаева, 2002a); Кириллов: на коре тополя.

C. saxicola (Hoffm.) Nordin — Себеж: на кирпичном фундаменте дома на берегу оз. Ороно; Остров: на гранитных блоках, известняке и строительном растворе моста через р. Великую; Кириллов: на кирпичах и строительном растворе ограды Иоанновского монастыря.

Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr. — Себеж: на железобетонных ограждениях, столбе и железобетонном и гранитном памятниках на кладбищах, на кирпичной ограде; Остров: на железобетонном столбе в крепости, железобетонных ступенях спуска к р. Великой в парке; Старая Русса: на железобетонном столбе; парк курорта — на гранитных валунах альпийской горки; Чудово: на стволе ивы в мемориальном парке (Катаева, 2002a); Кириллов: на побелке и кирпичах стены.

C. reflexa (Nyl.) Lettau — Себеж: на коре березы на кладбище.

C. vitellina (Hoffm.) Müll. Arg. — Себеж: на коре груши, рябины, гнилом деревянном столбе; Старая Русса: на коре липы; Кириллов: на коре березы, на железной крыше.

C. xanthostigma (Ach.) Lettau — Себеж: на коре липы, ивы ломкой; Остров: на коре липы, ясеня обыкновенного, липы в крепости, вишни обыкновенной в крепости; Старая Русса: на коре липы; парк курорта — на коре ивы белой, вяза гладкого и шершавого; Кириллов: на коре липы.

Cetraria sepincola (Ehrh.) Ach. — Старая Русса: на коре рябины; парк курорта — на коре клена татарского, липы.

Cladonia borealis S. Stenroos — Пестово: сосняк вересковый, на почве (Катаева, 2002a).

C. coniocraea (Flörke) Spreng. — Кириллов: на коре березы.

C. crispata (Ach.) Flot. — Пестово: на почве в молодом сосняке (Катаева, 2002a).

C. deformis (L.) Hoffm. — Пестово: на сосновых пнях в молодом сосняке вересковом лишайниковом и в сосняке зеленомошном лишайниково-брусничном (Катаева, 2002a).

C. fimbriata (L.) Fr. — Себеж: на стволе поваленной гниющей осины; Кириллов: на коре березы.

C. gracilis (L.) Willd. f. *gracilis* — Пестово: молодой сосняк вересковый, на почве (Катаева, 2002a).

C. ramulosa (With.) J. R. Laundon — Пестово: молодой сосняк вересковый, на почве (Катаева, 2002a).

C. rei Schaer. — Пестово: прибрежный вал вдоль р. Молога, на пастбище (Катаева, 2002a).

C. squamosa Hoffm. — Пестово: березово-елово-сосновый лес сфагново-зеленомошный черничный, на можжевельнике (Катаева, 2002a).

C. subulata (L.) Weber ex F. H. Wigg. — Пестово: в молодом сосняке вересковом лишайниковом на почве (Катаева, 2002a).

C. sulphurina (Michx.) Fr. — Пестово: молодой сосняк вересковый, лишайниковый, на почве (Катаева, 2002a).

C. uncialis (L.) Weber ex F. H. Wigg. — Пестово: молодой сосняк лишайниковый, на почве (Катаева, 2002a).

Evernia divaricata (L.) Ach. — Валдай: монастырский остров, на ветках елей, собр. В. П. Савич. 1936 (Катаева, 2002a).

E. prunastri (L.) Ach. — Себеж: на коре ели, сосны, березы, липы, дуба, клена остролистного, тополя бальзамического; Старая Русса: на коре лиственницы, липы, березы; парк курорта — на коре березы, дуба, липы, тополя черного, клена татарского, дуба, вяза гладкого и шершавого; Кириллов: на коре кедровой сосны.

Hafellia disciformis (Fr.) Marbach et H. Mayrhofer — Себеж: на коре березы.

Hypocenomyce scalaris (Ach.) M. Choisy — Себеж: на коре сосны, лиственницы; Кириллов: на коре березы.

Hypogymnia physodes (L.) Nyl. — Себеж: на коре ели, сосны, лиственницы, березы, липы, дуба, клена остролистного, тополя бальзамического, рябины; на деревянных столбе и заборе; Остров: на коре липы, березы в крепости, на деревянной крышке колодца в крепости; Старая Русса: на коре сосны обыкновенной, липы, дуба березы, вишни, сливы, на деревянном заборе; парк курорта — на коре ели обыкновенной, ели колючей, березы, дуба, липы, клена татарского, жестера; Кириллов: на коре кедровой сосны, березы, яблони, липы, тополя, ивы, на деревянном заборе.

H. tubulosa (Schaer) Hav. — Себеж: на коре березы; Старая Русса: на коре вишни, дуба, парк курорта — на коре березы, липы; Окуловка: сосновый лес сфагновый багульниково-морошковый, на ветке сосны (Катаева, 2002а); Кириллов: на коре березы, рябины, тополя.

Lecanora allophana Nyl. — Себеж: на коре липы, ясеня пенсильванского; Старая Русса: на коре ивы ломкой; Кириллов: на коре вяза шершавого, тополя, липы.

L. argentata (Ach.) Malme — Себеж: на коре тополя бальзамического, клена остролистного, рябины; на гниющем деревянном столбе; Остров: на коре ясеня обыкновенного на кладбище, каштана конского в сквере; Старая Русса: парк курорта — на коре осины, липы; Кириллов: на коре березы у входа в монастырь, тополя.

L. carpinea (L.) Vain — Себеж: на коре липы, клена остролистного, ивы ломкой; Старая Русса: парк курорта — на коре осины, дуба; Чудово: аллея деревьев вдоль шоссе, на стволе молодой липы (Катаева, 2002а); Кириллов: на коре березы у входа в монастырь.

L. cateilea (Ach.) A. Massal. — Себеж: на коре аронии черноплодной.

L. crenulata Hook — Себеж: на железобетонном столбе; Остров: на железобетонном столбе в крепости.

L. dispersa (Pers.) Sommerf. — Себеж: на железобетонном столбе; Остров: на железобетонном столбе в крепости; Кириллов: на побелке стены Московской башни, на кирпичах и строительном растворе.

L. hagenii (Ach.) Ach. — Себеж: на коре сосны, веточках и шишках лиственницы, на коре тополя бальзамического, *Populus* sp., клена платановидного, яблони, лещины, рябины; на гнилом деревянном столбе; железобетонном надгробии на кладбище; Остров: на коре клена остролистного в парке, ясеня обыкновенного в парке, жимолости татарской в сквере, тополе бальзамическом; Старая Русса: на коре липы, березы, на деревянном заборе; парк курорта — на коре липы, тополя серебристого, жимолости татарской; Чудово: на коре тополя у ж.-д. полотна (Катаева, 2002а); Кириллов: на коре тополя, на железной крыше.

L. intumescens (Rebent.) Rabenh. — Остров: на коре сосны Веймута в сквере.

L. muralis (Schreb.) Rabenh. — Себеж: на гранитном валуне; Остров: на гранитном валуне в крепости.

L. piniperda Körb. — Себеж: на коре липы, тополя бальзамического; Старая Русса: на коре березы; парк курорта — на коре конского каштана.

L. polytropa (Ehrh.) Rabenh. — Пестово: на валуне на берегу р. Молога (Катаева, 2002а).

L. pulicaris (Pers.) Ach. — Себеж: на коре березы, липы; Старая Русса: на коре липы, рябины.

L. rugosella Zahlbr. — Себеж: на коре липы.

L. symmicta (Ach.) Ach. — Себеж: на коре сосны, липы, дуба, тополя бальзамического; на деревянном столбе; Остров: на коре ясеня обыкновенного в парке; Старая Русса: на коре рябины, вишни, на деревянном заборе; парк курорта — на коре ели колючей, дуба, клена татарского; Кириллов: на коре березы у входа в монастырь, рябины, черемухи, вяза шершавого.

Lecidella euphorea (Flörke) Hertel — Себеж: на коре тополя бальзамического; на гниющем деревянном столбе.

Lepraria incana (L.) Ach. — Себеж: на коре груши; Остров: на известняке на кладбище; Кириллов: на коре березы.

Melanelia exasperatula (Nyl.) Essl. — Себеж: на коре липы, дуба, клена остролистного, рябины, ясеня пенсильванского, на деревянном заборе; Старая Русса: на коре дуба, липы, сливы, ясеня обыкновенного; парк курорта — на коре ели обыкновенной, ели колючей, каштана конского; Кириллов: на коре березы, рябины, на железной крыше.

M. fuliginosa (Fr. ex Duby) Essl. subsp. *glabratula* (Lamy) Essl. — Старая Русса: парк курорта — на коре липы, березы.

M. septentrionalis (Lynge) Essl. — Себеж: на коре березы; Остров: на коре березы в парке; Старая Русса: парк курорта — на коре березы, липы; Кириллов: на коре рябины, черемухи.

M. subargentifera (Nyl.) Essl. — Себеж: на коре липы, березы; Старая Русса: на коре сирени обыкновенной, парк курорта — на коре дуба, клена татарского; Кириллов: на коре тополя, липы, березы.

M. subaurifera (Nyl.) Essl. — Старая Русса: на коре березы, груши; парк курорта — на коре липы, дуба; Кириллов: на коре березы.

Micarea nitschkeana (J. Lahm. ex Rabenh.) Harm. — Себеж: на коре клена остролистного, сирени.

M. peliocarpa (Anzi) Coppins et R. Sant. — Себеж: на деревянном заборе.

Opegrapha rufescens Pers. — Себеж: на коре березы на католическом кладбище.

O. varia Pers. — Себеж: на коре клена остролистного на православном кладбище

Parmelia sulcata Taylor — Себеж: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянных столбе и заборе; Остров: на деревьях и деревянной крышке колодца; Старая Русса: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном заборе, на гранитных валунах альпийской горки; Валдай: на стволах сосны в малиннике (Катаева, 2002); Кириллов: на коре кедровой сосны, березы, яблони, тополя, ивы, липы, рябины, черемухи, вяза шершавого, караганы древовидной, на железной крыше, деревянном заборе.

Parmelina tiliacea (Hoffm.) Hale — Кириллов: на коре березы, тополя, липы, на железной крыше.

Peltigera aphthosa (L.) Willd. — Пестово: сосняк зеленомошный вейниково-брусничный с подростом ели, на почве среди мхов, окультуренный сосняк зеленомошный, на земляном бугорке (Катаева, 2002а).

P. didactyla (With.) J. R. Laundon — Себеж: на почве на берегу оз. Ороно у православного кладбища.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. — Пестово: на валуне на суходольном лугу (Катаева, 2002а).

P. malacea (Ach.) Funck — Пестово: молодой сосняк вересковый лишайниковый, на почве, окультуренный сосняк зеленомошный, у лесной дороги на пригорке (Катаева, 2002а).

P. rufescens (Weiss) Humb. — Пестово: на песчаной почве на краю карьера (Катаева, 2002а).

Pertusaria albescens (Huds.) M. Choisy et Werner — Кириллов: на коре березы.

Phaeophyscia nigricans (Flörke) Moberg — Старая Русса: на коре боярышника, ясеня пенсильванского; парк курорта — на коре вяза шершавого; Чудово: на коре тополя, вяза, осины, на бетонной опоре столба электропередач (Катаева, 2002а).

P. orbicularis (Neck.) Moberg — Себеж: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянных заборах и столбах; на гранитном валуне, на железобетонных столбах и ограждении, памятниках и кирпичной ограде на кладбище; Остров: на деревьях и кустарниках, на железобетонном столбе, на гранитных валунах и блоках моста через р. Великую; Старая Русса: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном заборе, на гранитных валунах альпийской горки; Чудово: на стволе тополя около ж.-д. вокзала (Катаева, 2002а); Кириллов: на коре березы, яблони, вяза шершавого, тополя, на железной крыше.

Phlyctis agelaea (Ach.) Flot. — Себеж: на коре березы.

P. argena (Spreng.) Flot. — Себеж: на коре коре березы, липы, дуба, рябины, сирени; Старая Русса: на коре липы; парк курорта — на коре дуба, ясеня пенсильванского.

Physcia adscendens (Fr.) H. Olivier — Себеж: на коре березы, липы, клена остролистного, конского каштана, яблони, ирги; на деревянном заборе; Остров: на коре лиственницы сибирской в парке, ясеня обыкновенного в парке, березы в крепости, вяза шершавого в сквере; Старая Русса: на коре липы, березы, рябины, ивы ломкой, вязе гладком, груши, клене ясенелистном, на деревянном заборе; парк курорта — на коре липы, ивы белой, ивы ломкой, осины, жестера, тополя душистого, клена татарского, клена ясенелистного, ясеня пенсильванского, вяза гладкого и шершавого, березы; Кириллов: на коре березы, тополя.

P. aipolia (Ehrh.) Fürnr. — Чудово: на коре тополя (Катаева, 2002а); Кириллов: на коре рябины, тополя.

P. caesia (Hoffm.) Fürnr. — Себеж: на гранитном валуне; Остров: на гранитном валуне в крепости; Старая Русса: на коре черемухи; Чудово: опора старого моста через р. Келесть (Катаева, 2002); Кириллов: на кирпиче и строительном растворе.

P. dubia (Hoffm.) Lettau — Себеж: на коре туи, березы, клена остролистного, ясеня пенсильванского; Остров: на коре лиственницы сибирской в парке, березы в парке, клена остролистного в парке, ясеня обыкновенного в парке, тополя бальзамического, липы в крепости; Старая Русса: на коре липы, березы, ивы ломкой; парк курорта — на коре ели колючей, липы, вяза гладкого, рябины; Пестово: на валуне на берегу р. Молога (Катаева, 2002); Кириллов: на коре березы, рябины, вяза шершавого, караганы древовидной, липы, черемухи.

P. stellaris (L.) Nyl. — Себеж: на коре клена остролистного, тополя бальзамического, ясеня пенсильванского, рябины, груши, сирени; на деревянном заборе; Остров: на коре липы в уличном озеленении и в крепости, ясеня обыкновенного в парке, вяза шершавого в сквере; Старая Русса: парк курорта — на коре липы; Кириллов: на коре березы, тополя, ивы, яблони, липы, рябины, черемухи, на вязе шершавом, карагане древовидной, на железной крыше.

P. tenella (Scop.) DC. — Себеж: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном столбе; на железобетонных конструкциях, на гранитных и железобетонных памятниках на кладбище; Остров: на коре деревьев и кустарников; Старая Русса: на многих видах деревьев и кустарников, на гранитных валунах альпийской горки; Чудово: аллея деревьев вдоль ж.-д. полотна, на стволе липы (Катаева, 2002); Кириллов: на коре березы, тополя.

Physconia detersa (Nyl.) Poelt — Старая Русса: на коре ясеня пенсильванского, липы, ивы ломкой, на деревянном заборе; парк курорта — на коре осины, ивы ломкой, вяза гладкого и шершавого; Кириллов: на коре березы, тополя.

P. distorta (With.) J. R. Laundon — Себеж: на коре липы; Остров: на корне ясеня обыкновенного на кладбище, вишни обыкновенной в крепости; Старая Русса: на коре тополя черного, ивы ломкой, липы, березы; парк курорта — на коре липы, ясеня пенсильванского, вяза гладкого и шершавого, дуба; Кириллов: на коре березы, тополя.

P. grisea (Lam.) Poelt — Остров: на коре тополя бальзамического; Кириллов: на коре липы.

P. entheroxantha (Nyl.) Poelt — Себеж: на коре березы,липы, дуба, клена остролистного, ивы ломкой, каштана конского, тополя бальзамического, груши; Старая Русса: на коре ивы белой, тополя бальзамического, липы; парк курорта — на коре липы, тополя черного, тополя серебристого, клена татарского, ивы белой, липы, дуба, вяза гладкого и шершавого, ивы ломкой, ясеня пенсильванского; Кириллов: на коре рябины, тополя, ивы.

P. perisidiosa (Erichsen) Moberg — Себеж: на коре сирени, Остров: на коре липы, клена остролистного в уличном озеленении и в парке, ясеня обыкновенного в уличном озеленении и на кладбище; Кириллов: на коре липы, тополя.

Porpidia crustulata (Ach.) Hertel et Knoph — Пестово: на гранитном валуне на пастбище (Катаева, 2002а).

Pseudevernia furfuracea (L.) Zopf — Себеж: на коре березы.

Ramalina fastigiata (Pers.) Ach. — Себеж: на коре березы, липы, клена остролистного, ясеня пенсильванского.

R. pollinaria (Westr.) Ach. — Себеж: на коре березы, липы, дуба; Старая Русса: парк курорта — на коре тополя черного, дуба; Кириллов: на коре тополя.

R. sinensis Jatta — Кириллов: на коре березы.

Rinodina exigua (Ach.) Gray — Себеж: на коре *Populus* sp.

R. sophodes (Ach.) A. Massal. — Себеж: на коре тополя бальзамического.

Scoliciosporum chlorococcum (Graewe ex Stenh.) Vězda — Себеж: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном столбе и заборе; Остров: на коре сосны Веймута в сквере, лиственницы сибирской в парке, клена остролистного в парке, липы, яблони домашней в крепости, вяза шершавого в сквере; Старая Русса: на коре липы, вишни, сливы, груши, клена ясенелистного; парк курорта — на коре туи западной, березы, липы, вяза гладкого и шершавого, клена татарского; Кириллов: на коре кедровой сосны, березы, ивы, липы, дуба, черемухи, караганы древовидной, на железной крыше.

Tuckermannopsis chlorophylla (Willd.) Hale — Пестово: сосняк зеленомошный брусничный с березой и можжевельником, на стволе березы (Катаева, 2002а, как *Cetraria chlorophylla* (Willd.) Vain.); Кириллов: на коре березы, тополя.

Usnea filipendula Stirt. — Кириллов: на коре березы.

U. hirta (L.) Weber ex F. H. Wigg. — Кириллов: на коре березы, липы.

U. subfloridana Stirt. — Себеж: на коре липы; Кириллов: на коре тополя.

Verrucaria deversa Vain. — Чудово: на опоре старого моста через р. Кересть (Катаева, 2002а).

V. muralis Ach. — Себеж: на железобетонном столбе, кирпичной ограде; Остров: на остатках укрепления из известняка и железобетонном столбе в крепости.

V. nigrescens Pers. — Кириллов: на кирпичах и строительном растворе ограды Успенского монастыря.

Vulpicida pinastri (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai — Старая Русса: на коре вишни; парк курорта — на коре березы.

Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr. — Себеж: на коре липы; Старая Русса: на коре липы; Кириллов: на коре караганы древовидной, липы, тополя.

X. fallax (Hepp) Arnold — Остров: на коре клена остролистного на кладбище, ясеня обыкновенного; Старая Русса: парк курорта — на коре вяза шершавого; Кириллов: на коре березы, тополя.

X. parietina (L.) Th. Fr. — Себеж: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном заборе, на железобетонных столбах и ограждении, памятнике на кладбище; Остров: на деревьях и кустарниках, на деревянной крышке колодца в крепости, на железобетонном столбе в крепости и ступенях спуска к р. Великой в парке, на гранитных блоках моста через р. Великую; Старая Русса: на многих видах деревьев и кустарников, на деревянном заборе, на гранитных валунах альпийской горки; Кириллов: на коре березы, рябины, вяза шершавого, липы, на кирпичах и строительном растворе, на железной крыше.

X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber — Себеж: на коре ели, сосны, березы, липы, тополя бальзамического, *Populus* sp., клена остролистного, ирги, черемухи, сирени, на веточках аронии черноплодной; Остров: на коре лиственницы сибирской в парке, березы в парке, ясеня обыкновенного в парке, липы; Старая Русса: на коре лиственницы сибирской, липы, ивы ломкой, березы, вишни, сирени, сливы, липы, груши, яблони; парк курорта — на коре ели колючей, липы, клена татарского, вяза гладкого; Кириллов: на коре ивы, березы, черемухи, рябины, липы, тополя, дуба, на железной крыше ограды.

Наиболее представлены в лихенофлоре малых городов лишайники родов *Lecanora* (14 видов), *Cladonia* (12), *Physcia* (6), *Melanelia* (5), *Physconia* (5). Эти же роды являются ведущими и во флоре мегаполиса С.-Петербурга (Малышева, 1996). По одному виду в малых городах насчитывают 14 родов (38 % от общего числа родов). Для сравнения — в С.-Петербурге одновидовыми являются 52 % родов. Возможно, это связано с большим разнообразием экологических условий и субстрата для лишайников в мегаполисе. Показатель систематического многообразия лишайников (среднее число видов в роде) для малых городов составляет в среднем 2.8, для С.-Петербурга — 2.6.

Среди найденных видов преобладают накипные лишайники (45 видов, или 44 %), затем идут листоватые (34 вида, или 33 %), меньше всего — кустистых (24 вида, или 23 %). Сходное распределение наблюдается и в С.-Петербурге, однако цифры несколько отличаются (соответственно 44, 29, 27 %). В малых городах отмечаются некоторое увеличение доли листоватых видов и снижение доли кустистых. Среди морфологических отклонений можно отметить изменение типичной окраски у *Parmelia sulcata* (в г. Себеж — 2 % образцов, Старой Руссе и Кириллове — у 12 % образцов), *Hypogymnia physodes* (в г. Себеж — 8 % образцов, Старой Руссе — 19 %), *H. tubulosa* (в Старой Руссе — 25 %), *Physcia adscendens* (там же — 4 %), *P. tenella* (там же — 4 %). Для лишайников в Старой Руссе это можно объяснить влиянием соленой воды фонтанов на известном бальнеологическом курорте, в парке которого проводились исследования. В малых городах отмечаются также изменение поверхности слоевищ *Hypogymnia physodes* (у 19 % образцов в Кириллове и 8 % в Себеже), повреждения гимения у *Xanthoria polycarpa* (5 % образцов в Себеже) и диспигментация апотециев у *X. parietina* (курортный парк в Старой Руссе — 3 % образцов).

Преобладающая часть лишайников (74 вида, или 72 % от общего числа видов) обитает на коре деревьев, субстрате наиболее подходящем для них в городах. На гниющей древесине (старые заборы, пни, столбы) обнаружено 12 видов (12 %), на каменистом субстрате (валуны, надгробия, гидротехнические сооружения) найдено 10 видов (10 %). Напочвенных видов — 11 (11 %). Особую группу (20 видов, или 19 %) образуют лишайники, обитающие на искусственных субстратах, созданных человеком — цементе, бетоне, строительном растворе, кирпичах. Как правило, это широко распространенные нитрофильные лишайники. По сравнению с С.-Петербургом в малых городах наблюдаются уменьшение доли эпифитов (на 7 %), эпискилов (на 6 %) и возрастание доли лишайников, обитающих на искусственных субстратах (на 10 %), на почве (на 2 %) и на камнях (на 1 %).

Основная часть видов лишайников предпочитают определенные местообитания. Больше всего их встречено на территориях старых некрополей (Себеж), в исторических крепостях (Кириллово-Белозерский монастырь), городских и курортных парках (Остров, Старая Русса). Менее всего — у транспортных развязок и вблизи местных промышленных предприятий. Наиболее распространенными видами являются *Caloplaca holocarpa*, *Candelariella aurella*, *C. vitellina*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora hagenii*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis*, *Physcia adscendens*, *P. dubia*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *Physconia entheroxantha*, *Scoliciosporum chlorococcum*, *Xanthoria parietina*, *X. polycarpa*. По одному разу встречено 37 видов (36 % от общего числа найденных видов). 64 % видов встречаются в малых городах с той или иной постоянностью. Они составляют сравнительно стабильный синантропный комплекс видов лишайников. Число видов лишайников различается по отдельным городам. Наибольшее число видов найдено в Себеже (60 видов), в Кириллове — 47, Старой Руссе — 41, Острове — 28 (см. список видов). По-видимому, это связано с различиями в размерах городов и степенью развития промышленности.

В географическом отношении большая часть (42 вида, или 41 %) лишайников малых городов относится к широко распространенным мультизональным видам. Хотя исследованные города расположены в бореальной зоне, роль бореальных видов значительно меньше теоретически ожидаемой. Они составляют всего 28 видов, или 28 % видового состава. Например, для сравнения — в лихенофлоре Ивановской обл. бореальные виды составляют 50 % (Малышева, 1999), в Новгородской обл. — около 52 % (Катаева, 2002б). Роль, которую играют неморальные виды (23 %) в сложении лихенофлоры малых городов, довольна значительна. Возможно, это связано с широким применением широколиственных древесных видов в озеленении.

Сравнение видового состава лихенофлоры г. Себежа, расположенного на территории национального парка «Себежский», с естественной, эталонной для данного региона, выявило их отличие. Если в городе преобладают представители родов *Lecanora* (12 видов) и найден лишь 1 вид кладоний — *Cladonia fimbriata*, то в лесах преобладают кладонии — их найдено 26 видов (Истомина, 2001). Не обнаружены в городе представители рода *Bryoria*. Показатель систематического многообразия составляет для города 2.22, для естественной флоры Себежского национального парка он несколько выше и равен 2.93.

Изложенное выше свидетельствует о формировании специфического синантропного ядра городской флоры лишайников, довольно постоянного для изученных городов.

Благодарности

Выражаю глубокую признательность и благодарность Н. Н. Цвелёву, Г. Ю. Конечной, С. А. Фетисову, И. Г. Соколовой за помощь в проведении экспедиционных работ.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Интеграция» (проект № Э 0404/926).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Города России: Энциклопедия / Гл. ред. Г. М. Лаппо. М., 1998. 589 с.

Истомина Н. Б. Лишайники (*Lichenes*) // Биоразнообразие и редкие виды национального парка «Себежский» / Под ред. С. А. Фетисова, Г. Ю. Конечной. СПб., 2001. С. 48—52. (Тр. СПбОЕ. 2001. Сер. 6. Т. 4).

Катаева (*Катенина*) *О. А.* Аннотированный список видов лишайников Новгородской области // Новости систем. низш. раст. 2002а. Т. 36. С. 114—143.

Катаева (*Катенина*) *О. А.* Флора лишайников Новгородской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2002б. 24 с.

Малышева Н. В. Лишайники Санкт-Петербурга. 1. Современная лихенофлора и ее анализ // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 6. С. 23—30.

Малышева Н. В. Лишайники городов Ивановской области // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 59—67.

Малышева Н. В. Лишайники города Себеж // Природа Псковского края. 2003. Вып. 15. С. 10 — 13.

SUMMARY

Lichens of smaller towns in the North-Western Russia (Pskov, Novgorod, Vologda Regions) were studied. 103 species of lichens were found, 60 of them in Sebezh, 47 in Kirillov, 41 in Staraya Russa, 28 in Ostrov. Taxonomic, morphological, substrate, geographical characteristics of the lichens are given. Comparison bettween the lichen floras of the towns and protected territories (national park «Sebezhsky»), and of Novgorod Region as a whole is made.

УДК 582.579.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Е. В. Мавродиев, Ю. Е. Алексеев

МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОДА *CRYPTOBASIS* (*IRIDACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ

YU. E. ALEXEEV, E. V. MAVRODIEV. MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL PECULIARITIES OF THE GENUS *CRYPTOBASIS* (*IRIDACEAE*) IN THE CONTEXT OF ITS TAXONOMY

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Биологический факультет, кафедра геоботаники
E-mail: evgeny@interdacom.ru
Поступила 18.06.2002
Окончательный вариант получен 15.04.2003

Приводятся морфолого-биологические признаки, свидетельствующие о самостоятельности рода *Cryptobasis* Nevski, в который включены 2 вида: *Cryptobasis loczyi* (Kanitz) Ikonn. (= *Iris loczyi* Kanitz) и *C. tenuifolia* (Pall.) Nevski. s. l. (= *I. tenuifolia* Pall.).

Ключевые слова: систематика, *Cryptobasis*, *Iris tenuifolia*, *Iridaceae*.

Род *Cryptobasis* Nevsky был установлен С. А. Невским (1937), включившим в него 2 вида: *C. tianshanica* (Maxim.) Nevski (= *Iris tianschanica* Maxim.) и *C. tenuifolia* (Pall.) Nevski. (= *I. tenuifolia* Pall.). В дальнейшем С. С. Иконников (1972), признавший самостоятельность *Cryptobasis*, показал, что видовое название *Iris tianschanica* Maxim. является более поздним синонимом названия *Iris loczyi* Kanitz, и осуществил номенклатурную комбинацию — *Cryptobasis loczyi* (Kanitz) Ikonn. Горный *Iris regelii* Maxim. ex Regel, принадлежащий родству *I. tenuifolia* Pall., согласно Н. Н. Цвелёву (1979), также может быть включен в *Cryptobasis*.

Имея в виду существенную морфологическую неоднородность вегетативных органов *Iris* s. l., которая должна составить предмет специального изучения, в настоящем исследовании мы принимаем род *Cryptobasis* в том объеме, в каком он был принят его автором, т. е. включаем в него 2 вида: *Cryptobasis loczyi* (Kanitz) Ikonn. (= *C. tianschanica* (Maxim.) Nevski) и *C. tenuifolia* (Pall.) Nevski. s. l. Вопрос о систематической принадлежности *Iris regelii* не обсуждается в рамках настоящего сообщения. Таким образом, объем *Cryptobasis* у С. А. Невского (1937) полностью соответствует объему серии *Tenuifoliae* (Diels) Lawrence (1953) Gent. Herb. VIII, fasc. IV : 360 в ее трактовке Г. И. Родионенко (1961), который, впрочем, не упоминает о *Cryptobasis* в своей монографии.

Описание *Cryptobasis* основано на 3 признаках — длине трубки околоцветника, степени ее жесткости, а также на морщинистости семян. В качестве таксонов, родственных *Cryptobasis*, его автором, понимавшем объем рода *Iris* L. достаточно узко, указаны род *Pseudoiris* Medik. с единственным видом *Pseudoiris palustris* Medic. (= *Iris pseudacorus* L.) и род *Sclerosiphon* Nevski с единственным видом *S. songorica* (Schrenk) Nevski (= *Iris songorica* Schrenk).

Нами были предприняты дополнительные исследования морфолого-биологических особенностей растений *Cryptobasis*. Вид *C. tenuifolia* s. l. изучался по материалам Гербариев LE, MW, MHA, а также в природе, близ Волгограда, в апреле—мае 2000—2001 гг., где было изучено строение цветков, побегов и проростков (последние выросли из нестратифицированных семян в комнатных условиях). *C. loczyi* был изучен по обширным гербарным материалам Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE). Полученные нами данные убеждают в правильности выделения рода *Cryptobasis*.

В первоописании *Cryptobasis* отмечено, что у растений данного рода имеется длинная трубка околоцветника (Невский, 1937). По нашим данным, у особей европейских популяций *C. tenuifolia* s. l. длина трубки околоцветника достигает 13—15 см (рис. 1, *5*; 2, *a*), тогда как максимальное значение названного признака для *Iris s.* l. — 8 см (Родионенко, 1961). Заметим, что у абсолютного большинства видов *Iris* трубка околоцветника относительно короткая и часто короче листочков отгиба — исключение составляет, по-видимому, только *Iris pumila* L. — вид аридных областей, имеющий укороченные побеги. Морфология трубки венчика растений *Cryptobasis* требует дополнительного исследования, но она отличается от таковой *I. pumila*: создается впечатление, что у *Cryptobasis* тычинки, лопасти пестика и листочки обоих кругов чрезвычайно короткие и отходят от некоторого «уплотнения» на верхнем конце трубки (рис. 2, *b*), чего не наблюдается у *I. pumila*.

Цветок всех *Irideae* имеет простой венчиковидный околоцветник из 6 долей. Справедливо отмечено, что основным физиономическим признаком цветка *Iris* является его «двухэтажность», которая выражается в противоположной пространственной ориентации внутренних и наружных долей околоцветника: наружные доли приспущены здесь книзу, а внутренние (если имеются) у абсолютного большинства видов подняты почти отвесно вверх (Родионенко, 1961). Однако у *Cryptobasis* до вскрытия пыльников книзу приспущены только незначительные по величине пластинки нижних долей околоцветника, составляющие в длину менее четверти от самых долей, ноготки же пластинок листочков наружного круга подняты практически вертикально вверх, как и листочки внутреннего круга, и вполне отгибаются вниз только после вскрытия пыльников или даже непосредственно (примерно за день) перед увяданием цветка. Итак, различия венчика *Cryptobasis* от таковых *Iris* представляются очевидными (рис. 1, *5*; 2, *a*).

Морфология вегетативных органов *Cryptobasis* существенно отличается от таковой у *Iris*. Боковые побеги *Cryptobasis* имеют относительно длинный предлист (в популяциях *C. tenuifolia*, находящихся вне Забайкалья, длина предлиста нередко достигает 13—15 см) с 2 сильно выступающими килями. Между ними имеется тонкая перепонча-

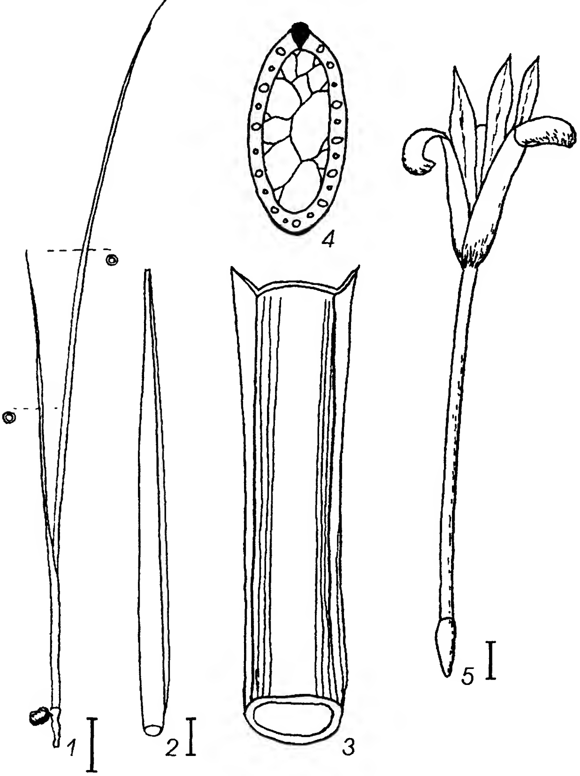


Рис. 1. *Cryptobasis tenuifolia.*

1 — проросток. Схематически показаны места и форма поперечного сечения первого и второго листа проростка. Масштабная линейка — 1.5 см; *2* — предлист бокового побега; *3* — основание предлиста бокового побега, вид с адаксиальной стороны; *4* — схема анатомического строения пластинки срединного листа. Видны мезофил (сумежье) с сосудисто-волокнистыми пучками, рудимент верхней стороны пластинки (схематически показан черным) и аэренхима; *5* — цветок до вскрытия пыльников. Пластинки нижних долей наружного круга подняты практически вертикально вверх, как и листочки внутреннего круга. Масштабные линейки: *1* — 1.5 см; *2, 5* — 1 см.

тая ткань, которая легко разрушается, и поэтому 2 продольные половины предлиста легко отделяются друг от друга. Остальная часть профилла (кроме пленчатой) снабжена хорошо заметными сосудисто-волокнистыми пучками, которые похожи по степени своего развития на сосудисто-волокнистые пучки вышерасположенных листьев (рис. 1, *2*, *3*). Нам неизвестны ирисы с подобной морфологией предлиста.

В отличие от ирисов, у которых преобладает вневлагалищное возобновление побегов, растения рода *Cryptobasis* образуют исключительно внутривлагалищные побеги. Заметим, что Г. И. Родионенко (1961) вообще не отмечает факт существования внутривлагалищных побегов в пределах *Iris* s. l. По нашим данным, внутривлагалищные побеги свойственны лишь некоторым видам рода, обычно с неясным систематическим положением: а именно, уже упомянутому ранее *I. songorica* Schrenk (выделяемого в монотипный род *Sclerosiphon* Nevski), а также *I. ventricosa* Pall.

В силу указанной особенности побегообразования у *Cryptobasis* жизненная форма последнего существенно отличается от таковой *Iris* s. str. — виды *Cryptobasis* образуют характерные плотные дерновины, в общем не свойственные остальным ирисам (по-видимому, за исключением уже названных *I. songorica* Schrenk, и, возможно, *I. ventricosa* Pall.). В. М. Доронькин (1990) сообщает о том, что плотные дерновины образуют ирисы, входящие в восстановленный им оригинальный подрод *Eremiris* Spach. (= *Iris lactea* Pall., *I. biglumis* Vahl., *I. pallasii* Fisch.).

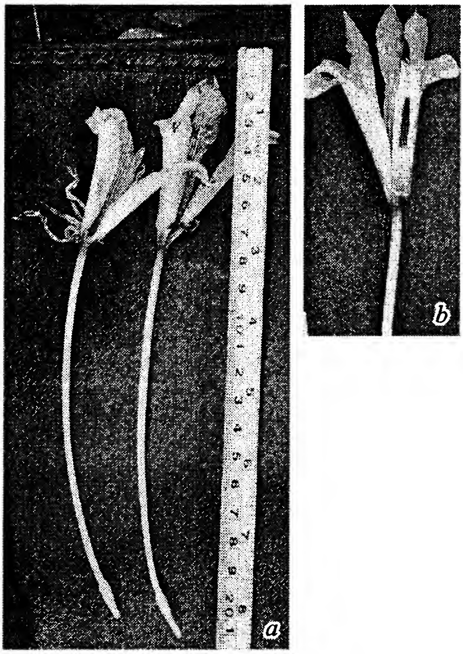


Рис. 2. Цветок *Cryptobasis tenuifolia*.

Хорошо заметна чрезвычайно длинная трубка околоцветника (*а*) и «уплотнение» на ее верхнем конце (*в*).

Монокарпический побег видов *Cryptobasis* не является моноциклическим, а живет 2 года и более, что не характерно для видов *Iris* s. str. С этим связано то, что основания побегов видов рода *Cryptobasis* нередко окутаны остатками листьев прошлого года и имеют весьма характерный внешний вид. Морфологические особенности монокарпических побегов вида *Cryptobasis*, как, впрочем, и видов *Iris* s. str., должны составить предмет отдельного исследования.

По мнению И. Г. Родионенко (1961), именно мечевидная форма листовой пластинки хорошо отличает род *Iris* от прочих родов трибы *Irideae*.

Как и у *Iris*, пластинка срединных листьев у растений рода *Cryptobasis* является унифациальной, вся поверхность листа представлена его нижней стороной. Но форма листовой пластинки *Cryptobasis* иная, и в ряде случаев лишь внешне напоминает таковую у *Iris*.

Так, у *C. loczyi* пластинка слегка вздутая и при гербаризации сминается вдоль двух, обычно хорошо заметных склеренхимных тяжей (возможно, видоизмененных сосудисто-волокнистых пучков), расположенных в ее верхней и нижней частях, поэтому в сухом состоянии кажется вполне мечевидной. Однако на поперечном срезе хорошо видно, что пластинка здесь полая, в сечении, скорее, продолговатая, без острых краев. В верхней части листовой пластинки в виде своеобразной «нашлепки» располагается рудимент ее верхней стороны. Лежащие в ассимиляционной ткани сосудисто-волокнистые пучки более или менее одинакового диаметра. В пластинке имеются поперечные перегородки.

У *C. tenuifolia* листовая пластинка совершенно цилиндрическая, что хорошо заметно при обычном визуальном наблюдении (рис. 3); ее поперечное сечение ясно округлое или овально-эллиптическое (рис. 1, *4*). Поперечные перегородки здесь едва выражены или отсутствуют, пластика частично спирально закручена вокруг своей оси. Часто срединные листья *C. tenuifolia* образуют очень сильно развитую аэренхиму, составляющую значительную площадь относительно площади ассимиляционной ткани и сосудисто-волокнистых пучков, размещенных в последней. На срезе, в верхней части листовой пластинки, имеется хорошо развитый рудимент верхней ее стороны. У других видов *Iris* аэренхима (если имеется) занимает существенно меньшую площадь по сравнению с площадью ассимиляционной ткани. Указанная особенность анатомического строения листовой пластинки *C. tenuifolia* делает понятным, почему лист этого растения плохо сохраняется во вторую половину лета: обычно он легко отламывается большей частью до уровня почвы (Родионенко, 1961). У известных нам видов *Iris* такой характерной биологической особенности не наблюдается.

У видов *Iris* первый лист проростка, имеющий округлое сечение, появляется только в исключительных случаях (*I. bungei* Maxim., *I. longiscapa* Ledeb.), однако уже второй лист всходов названных видов вполне мечевидный (Родионенко, 1961). Поэтому справедливо отмечено, что особенности строения первого (или второго)

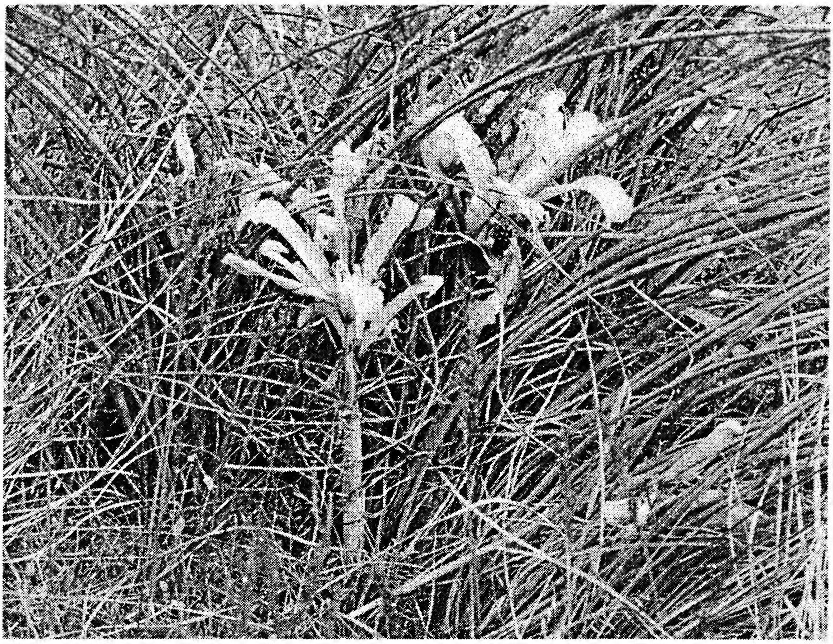


Рис. 3. *Cryptobasis tenuifolia*.

Общий вид дерновины за день—два перед увяданием цветков. Хорошо видны цилиндрические пластинки срединных листьев.

листа проростка у *Iridaea* являются как бы «водораздельными»: первый (или второй) мечевидный лист свойствен только проросткам видов, представляющим собственно *Iris*, желобчатый первый (или второй) лист проростка характерен для видов *Juno*, наконец, цилиндрический лист присущ родам *Gynandriris*, *Xiphion* и *Iridodictyum* (Родионенко, 1961).

Нами изучены проростки *C. tenuifolia* s. l. (рис. 1, *1*). Прорастание семян этого вида начинается примерно через 2 недели после посева, оно подземное. Влагалищная часть семядоли располагается под землей, а ее верхний край находится на уровне почвы (как и у *Iris* s. str.). Первый лист растет вертикально вверх. Он линейный, явственно трубчатый, около 1.5 мм в диам., острый, сизо-зеленый, с несколько более светлым кончиком. Рост листа чрезвычайно энергичный, по 7—10 мм в сут. («на глазах»). Спустя приблизительно 2 недели после начала прорастания семени, когда первый лист достиг своих предельных размеров в высоту (около 10 см), начинается развитие второго листа проростка. Он появляется на высоте около 4 см от основания первого листа, прободая трубчатую пластинку последнего. Этот второй лист также имеет округлое поперечное сечение и характеризуется энергичным ростом: его длина вдвое превышает длину первого листа. Таким образом, трубчатая структура пластинки появляется уже у первых листьев *C. tenuifolia* s. l.

В заключение можно сказать, что род *Cryptobasis* морфологически соотносится с родами *Iris* s. str. точно так же, как и роды *Iridodictyum* и *Juno*.

Род *Cryptobasis*, по нашему мнению, является хорошей иллюстрацией той тенденции трансформации структуры растений, которая получила название геофильной эволюции. Предложивший этот термин Г. И. Родионенко (1961) видел основной путь эволюции родов *Iridaceae* в переходе от корневищных форм к луковичным. Признаки побегов и жизненной формы видов *Cryptobasis* подтверждают это мнение. Данный род может расцениваться как своеобразный переходный этап в указанном направлении эволюции. Для него характерны глубокое положение в почве почек возобновления, внутривлагалищное возобновление побегов, узкие листья, а также черты, свойственные эфемероидам.

Заметим также, что большинству луковичных растений свойственно внутривлагалищное возобновление побегов. Его имеют и представители *Juno* и *Iridodictyum*.

Благодарности

Авторы выражают свою искреннюю признательность М. Силантьеву и А. Попову за помощь в сборе материала для настоящего сообщения и техническую поддержку. Также авторы благодарны рецензенту рукописи за полезное обсуждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иконников С. С. Заметки по флоре Бадахшана и Памира // Новости сист. высш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 300—304.

Невский С. А. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий // Тр. Бот. ин-та АН СССР. М.; Л., 1937. Сер. 1. Вып. 4. С. 199—346.

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. (вопросы морфологии, биологии, эволюции и ситематики). М.; Л., 1961. 216 с.

Цвелёв Н. Н. Род Касатик — *Iris* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 299—307.

SUMMARY

Morphological and biological characteristics of the genus *Cryptobasis* Nevski (*Iridaceae*) are given to ground its separation from the genus *Iris*. Two species are included in *Cryptobasis*: *C. loczyi* (Kanitz) Ikonn. (*Iris loczyi* Kanitz = *I. tianschanica* (Maxim.) Vved. ex Woronov) and *C. tenuifolia* (Pall.) Nevski s. l. (*I. tenuifolia* Pall.) as a result of the discussion.

УДК 575 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© А. В. Положий

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

A. V. POLOZHIY. ON THE PROBLEM OF THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*)

Томский государственный университет, гербарий им. П. Н. Крылова
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 25.03.2002
Окончательный вариант получен 23.01.2003

Рассматриваются существующие взгляды на происхождение и эволюцию рода *Oxytropis* и обосновывается новое представление о возникновении, родине и эволюции этого рода. Обосновывается сочетание градуального и сальтационного видообразования на примере рода *Oxytropis*.

Ключевые слова: род *Oxytropis*, происхождение, эволюция.

Oxytropis DC. — один из наиболее крупных родов сем. *Fabaceae* (около 350 видов). По видовому богатству существенно отличается от самого крупного рода бобовых, одного из крупнейших родов мировой флоры — *Astragalus* L. (около 2500 видов). По многим морфологическим признакам астрагалы и остролодочники очень близки, и долгое время остролодочники не выделялись из рода *Astragalus*, тем не менее сравнение всего комплекса морфологических признаков и ареалов показало правомерность выделения *Oxytropis* в самостоятельный род. При этом тесная генетическая связь *Astragalus* и *Oxytropis* не вызывает сомнения.

Проблеме генезиса рода *Oxytropis* посвящена специальная работа одного из монографов рода и основного автора его обработки для «Флоры СССР» И. Т. Васильченко (1965). Сущность его концепции состоит в следующем: роды *Oxytropis* и *Astragalus* произошли от общего предка одновременно. Первичным типом *Oxytropis* был многолетний мезофит с многолисточковыми листьями, опушением из простых белых волосков, светлыми, собранными в рыхлые кисти цветками и одногнездными, вверх торчащими бобами. Возникновение *Astragalus* и *Oxytropis* произошло на территории Центральной Азии (Тянь-Шань, Памиро-Алай), предположительно в миоцене, когда началась деградация мезофильной лесной субтропической флоры. Древнейшими секциями в роде *Oxytropis* DC. являются *Orobia* (*Bunge*) Aschers. et Graebn. и *Eumorpha* Bunge. Подрод *Phacoxytropis* Bunge также является одним из самых древних, но не первичных (примитивных), поскольку, по мнению автора, одногнездные бобы его являются вторично упрощенными. Из Центральной Азии происходило расселение древних видов астрагала и остролодочника как на запад, так и на восток, вследствие чего образовался сплошной евразийско-североамериканский ареал того и другого рода. Разрыв сплошного ареала *Oxytropis* произошел в ледниковую эпоху. Это, по мнению автора, можно объяснить тем, что ледники почти полностью покрывали Европу, и остролодочники были частично уничтожены, частично смещены к югу, где некоторые из них нашли убежище в Пиренеях и Карпатах. На территории Азии оставались обширные, не покрытые ледниками пространства, где остролодочники имели лучшие возможности для расселения.

Проведенные нами исследования морфологии, географического распространения и экологии остролодочников в связи с участием в составлении «Флоры Сибири» позволили получить другое представление о происхождении и эволюции рода *Oxytropis*, что целесообразно рассмотреть в дискуссионном порядке.

Крайне трудно допустить, что *Astragalus* и *Oxytropis* произошли одновременно от общего предка и оба рода имели голарктический ареал, а в ледниковую эпоху произошел разрыв сплошного ареала *Oxytropis* и многие виды этого рода на территории Европы были уничтожены. Род *Astragalus* по объему во много раз превосходит *Oxytropis*, виды его относятся к самым разнообразным экологическим группам, в том числе и к лугово-лесным мезофитам, что позволяет предполагать, что виды астрагала входили в состав третичной флоры. *Oxytropis* — преимущественно азиатский род, ареал его охватывает в основном Северную и Центральную Азию. Только самые древние немногочисленные виды остролодочника относятся к лугово-лесным мезофитам, абсолютное большинство видов — специализированные ксерофиты, ксеропетрофиты и криофиты. Род *Astragalus* довольно богато представлен в Европе, где встречается более 130 видов, а остролодочники редки, их только 24 вида. Если обширное оледенение послужило причиной уничтожения остролодочников на территории Европы, то едва ли можно объяснить, почему астрагалы сохранились. Как показывает географическое распространение остролодочников, они лучше адаптируются к неблагоприятным условиям, чем астрагалы. В частности, в Арктике число видов *Oxytropis* вдвое превышает число видов *Astragalus* (Юрцев, 1986).

Исследование морфологии остролодочников дает основание поддержать мнение Васильченко о том, что первичные остролодочники были многолетними мезофитами с развитыми многолисточковыми побегами, опушением из простых волосков, светлыми цветками и одногнездными бобами. Такими признаками характеризуются виды подрода *Phacoxytropis* Bunge — *O. deflexa* (Pall.) DC., *O. glabra* (Lam.) DC., *O. saposhnikovii* Kryl. Бобы у них первично одногнездные (на всех стадиях развития, начиная от завязи, не обнаруживается ни малейшего рудимента перегородки).

Васильченко самыми древними в роде *Oxytropis* считает секции *Eumorpha* Bunge и *Orobia* Bunge. Согласно современной классификации, секция *Eumorpha* Bunge относится к подроду *Eumorpha* (Bunge) Adduss. Она объединяет 6 видов — эндемиков Центральной Азии. Секция *Orobia* (Bunge) Aschers. et Graebn. подрода *Eumorpha* (*Oxytropis* Bunge) многовидовая, объединяет более 60 видов, из них 40 распространены в Сибири. В Центральной Азии встречается 18 видов секции *Orobia*, из них 16 являются общими с Южной Сибирью (Грубов, 1998). По морфологическим признакам некоторые виды секции *Orobia* — *O. altaica* (Pall.) Pers., *O. alpina* Bunge, *O. ambigua* (Pall.) DC. близки к видам подрода *Phacoxytropis*, но у них прослеживается переход к полудвугнездным и двугнездным бобам: у *O. altaica* одногнездные бобы, у *O. alpina* с едва выраженной перегородкой, у *O. ambigua* с довольно широкой брюшной перегородкой. У большинства видов этой секции бобы с широкой брюшной перегородкой, реже — с брюшной и спинной перегородками (Положий, 1965). Основываясь на морфологических признаках, можно допустить, что исходными для рода *Oxytropis* были виды подрода *Phacoxytropis*, которые дали начало видам секции *Orobia* подрода *Eumorpha*.

Трудно представить, что родиной первичных остролодочников, которые были мезофитами, могла быть Центральная Азия, представляющая собой территорию, покрытую холодными пустынями и высокогорными степями (Грубов, 1998). Представлению о Центральной Азии как родине остролодочника противоречит главным образом распространение наиболее древних видов этого рода. Другие виды как подрода *Phacoxytropis*, так и секции *Orobia* подрода *Eumorpha* Adduss. имеют основной ареал в горах Южной Сибири, на Алтае, а в Центральной Азии встречаются исключительно (или в основном) в Северной Монголии, на Монгольском Алтае. Видовое богатство остролодочников в Центральной Азии сформировалось главным образом за счет видов вторичного происхождения, среди них 44 % эндемиков (Грубов, 1998).

Географическое распространение древних видов остролодочника дает основание допустить, что родиной рода *Oxytropis* была Южная Сибирь, территория Алтае-Саянской провинции (Крылов, 1919) или Алтае-Саянской флористической провинции (Тахтаджян, 1978). По морфологическим признакам и экологии первичные остролодочники наиболее близки к астрагалам подрода *Phaca* (L.) Bunge — *A. membranaceus* (Fisch.) Bunge, *A. propinquus* Schischk., *A. secundus* DC. Эти виды имеют также удлиненные многолисточковые побеги, бледноокрашенные цветки в рыхлых соцветиях, первично одногнездные бобы. На морфологическое сходство видов остролодочников подрода *Phacoxytropis* с видами астрагала подрода *Phaca* обращал внимание Б. А. Юрцев (1986).

Можно допустить, что виды *Astragalus* подрода *Phaca* были предками рода *Oxytropis*. Но как могло произойти возникновение нового рода? Нет оснований связывать это с приспособительной эволюцией. Первичные остролодочники были такими же малоспециализированными, как и первичные астрагалы.

Начиная с Ж. Б. Ламарка многие ученые, работающие в области эволюционной биологии, особенно в XX в. (Стегний, 2001), доказывают существование в эволюции организмов внутренних преобразований, связанных с реорганизацией генома, и внешних, основанных на приспособительной эволюции. Первым из отечественных ботаников, который обратил внимание на внезапное возникновение новых признаков, выходящих за пределы изменчивости вида и не имеющих связи с адаптацией к определенным условиям, был С. И. Коржинский (1899). Он пришел к выводу о том, что такие явления представляют собой результат гетерогенезиса, под которым в гистологии понимаются преобразования, происходящие на внутриклеточном уровне, определяющие скачки в процессе эволюции. Изучение природы и значения внутренних преобразований генома клетки в процессе эволюции разных организмов продолжается и в настоящее время. Как установлено В. Н. Стегнием (1993, 2001), реорганизация генома происходит на основе системных мутаций, которые и приводят к сальтационному видообразованию. Выдающийся специалист в области эволюции растений А. Л. Тахтаджян (1983) пришел к выводу о том, что у растений на фоне градуального видообразования временами происходят макрогенетические скачки, определяющие сальтационное видообразование. Многие макромутанты вымирают, некоторые сохраняются.

Перечисляя морфологические отличия рода *Oxytropis* от рода *Astragalus*, Васильченко не упоминает такой признак, как остроконечие лодочки, считая его, видимо, не имеющим значения для обсуждения происхождения рода. Однако видоизменение венчика — образование узкотреугольного или игольчатого остроконечия лодочки («носика») является самым характерным морфологическим признаком рода *Oxytropis*. Этот признак выражен у всех видов всех подродов и секций. Исключение составляет единственный вид *Oxytropis submutica* Bunge — узкий эндемик Западного Тянь-Шаня, у которого остроконечие слабо выражено, но остальные виды этой секции (*Physocarpon* Gontsch.) имеют носик от 0.5 до 2 мм дл. Известный специалист по семейству бобовых Юрцев (1986) находит, что основным и самым существенным отличием остролодочников от астрагалов является остроконечие лодочки.

«Носик» остролодочников можно рассматривать как новый качественный признак, не связанный с адаптацией к каким-то определенным условиям. Считать остроконечие приспособлением к энтомофилии нет оснований, у остролодочников, так же как и у астрагалов, основными опылителями являются шмели. Возможно, этот новый признак появился в связи с преобразованием, происходящим на внутриклеточном уровне — преобразованием генома клетки, что определило «скачок» в эволюции рода *Astragalus*. Вполне возможно, что род *Oxytropis* представляет перспективный макромутант, который появился в подроде *Phaca* в конце миоцена—начале плиоцена. Очередное поднятие Алтая могло способствовать появлению макромутантов. От центра первичного образования остролодочники расселялись по территории Азии к югу, востоку и северу, только некоторые виды по горным системам достигли Европы. В эволюции остролодочников, параллельно с астрагалами, преобладало градуальное видообразование на основе адаптации к сухости, бедному каменистому субстрату, низким температурам. Это приводило к изменению жизненной формы — появлялись короткостеблевые, каудексовые формы, уменьшались размеры листочков, появлялось обильное опушение, в высокогорьях и Арктике развивалось опушение из черных волосков, уменьшалось количество, но увеличивались размеры цветков, бобы стали полудвугнездными и двугнездными.

Возникали вторичные центры видообразования. Крупнейшим центром видообразования остролодочников стала Центральная Азия. Продвижение южносибирских видов остролодочника в Центральную Азию происходило главным образом через Монгольский Алтай. Многообразие местообитаний в Центральной Азии способствовало активному видообразованию на основе специализации к разным условиям. Некоторые южносибирские остролодочники через Казахстанский Алтай проникли во флору Казахстана, где появлялись новые виды, которые имели доступ и в Центральную Азию. Другой крупный центр видового разнообразия остролодочников находится на крайнем севере Азии. Как доказывают исследования Юрцева (1999), Берингия, главным образом азиатский сектор Мегаберингии, является основным центром образования арктических, метарктических и гипоарктических видов и подвидов остролодочника. Так же как и в Центральной Азии, новые виды возникали на основе образования географических и эколого-географических рас. Из Арктики многие остролодочники проникли на Дальний Восток, из Берингии они имели доступ в Северную Америку. В Восточной Сибири (Байкальской Сибири) на базе мигрантов из Западной Сибири сформировался комплекс новых видов. Некоторые из них — байкало-саянские эндемики (*Oxytropis triphylla* (Pall.) Pers., *O. bargusinensis* Peschk., *O. adenophylla* M. Popov и др.). Распространение остролодочников из Байкальской Сибири происходило также на Дальний Восток.

На фоне градуального видообразования в эволюции остролодочников, вероятно, появлялись макромутанты, но редко они оказывались перспективными и давали начало новым таксонам. Не исключено, что на основе перспективного макромутанта образовались остролодочники с мутовчатым расположением листочков (секции *Baicalia* и *Polyadena*). На основе мало перспективных мутантов могли образоваться монотипные подроды или секции, например, подрод *Triticaria* Vass., *Oxytropis komarovii* Vass., отличающийся своеобразными, очень мелкими, заключенными в чашечки бобами.

В процессе дальнейшего изучения рода *Oxytropis* описываются новые виды и подвиды, но его таксономическое разнообразие остается сосредоточенным в Азии.

Заключение

Проведенное исследование позволяет считать, что род *Oxytropis* более молодой по сравнению с *Astragalus*, он сформировался, вероятно, в конце миоцена—начале плиоцена в Южной Сибири на базе макромутанта, появившегося у одного из древних видов астрагала подрода *Phaca*. Расселение остролодочников происходило как к востоку до Дальнего Востока, так и к югу до Центральной Азии, которая стала крупнейшим центром видообразования остролодочников. Вторым центром видообразования рода стала арктическая Сибирь и Берингия. В эволюции *Oxytropis* преобладало градуальное видообразование, прогрессивные мутанты появлялись крайне редко, но они могли дать начало новым ветвям в эволюции рода.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Ведущие научные школы России» и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49610).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. К вопросу о генезисе рода остролодочник (*Oxytropis* DC.) // Бот. журн. 1965. Т. 10. № 3. С. 313—323.

Грубов В. И. Род *Oxytropis* DC. // Растения Центральной Азии. СПб., 1998. Вып. 8б. 87 с.

Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция // Зап. Акад. наук. Физ.-мат. отд. 1899. Т. 9. № 52. С. 71—87.

Крылов П. Н. Очерк растительности Сибири. Томск, 1919. 24 с.

Положий А. В. Флорогенетический анализ остролодочников Средней Сибири // Биология и почвоведение. Томск, 1965. С. 18—38.

Стегний В. Н. Архитектоника генома, системные мутации и эволюция. Новосибирск, 1993. 110 с.

Стегний В. Н. Системная реорганизация генома при видообразовании // Эволюционная биология. Томск, 2001. Т. 1. С. 128—137.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593—1603.

Юрцев Б. А.. *Oxytropis* DC., *Astragalus* L. // Арктическая флора СССР. Л., 1986. Ч. 2. С. 20—182.

Yurtsev B. A. Survey of arctic legumes with emphasis on the species concept in *Oxytropis* // Det Norske Videnskaps-Akademi. 1. Matematisk Naturvitenskapelig Klasse, Skrifter, Ny ser. 38. 1999. P. 295—318.

SUMMARY

The genus *Oxytropis* DC. (*Fabaceae*) has formed on the base of an advanced macromutant which appeared within an ancient species of the genus *Astragalus* L. (subgenus *Phaca* (L.) Bunge) in the Southern Siberia (probably in the forest zone of the Altay mountains) in the late Miocene or the early Pliocene. *Oxytropis* was spreading eastward up to the Far East, and southward down to Central Asia. The latter has become the largest centre of *Oxytropis* speciation. The second large centre of speciation appears to be the Arctic Siberia and Beringia. The *Oxytropis* diversification in the course of evolution was mainly controlled by the environment changes and allopatric race formation. Advanced macromutants formed rarely, some of them promoted the arise of new phyla (subgenera, sections).

УДК 630.17 : 582.475.7 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© И. В. Тихонова

ОСТРОВНАЯ ПОПУЛЯЦИЯ *PINUS SYLVESTRIS* В ШИРИНСКОЙ СТЕПИ (ХАКАСИЯ)

I. V. TIKHONOVA. INSULAR POPULATION OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)
IN SHIRA STEPPE (KHAKASIA)

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
E-mail: selection@forest.akadem.ru

Поступила 15.04.2001
Окончательный вариант получен 09.01.2002

Дана характеристика сосны остепненного Ширинского бора. Проведен сравнительный анализ изменчивости анатомо-морфологических признаков деревьев ширинской и других островных популяций сосны. Рассмотрены диагностические признаки внутривидовых таксонов в связи с исследованиями остепненных боров. Сделан вывод о невозможности их объединения в один подвид subsp. *kulundensis* или одну разновидность *P. sylvestris* var. *sibirica*.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, изменчивость, внутривидовая систематика.

В отношении вида *Pinus sylvestris* L., занимающего обширную территорию Евразии, давно сложилось мнение, что на таком огромном, разнообразном по комплексу природных условий пространстве вид не может оставаться «однообразным» и характеризуется чрезвычайной полиморфностью признаков, образуя множество географических форм и разновидностей (Комаров, 1944; Правдин, 1964). Особенно заметные морфо-физиологические и генетические межпопуляционные различия наблюдаются на границе ареала вида, в связи с чем южные островные боры представляют собой прекрасные объекты для изучения микроэволюционных преобразований вида в условиях изоляции и постоянных или периодических стрессовых воздействий.

В частности, имеется ряд таксонов внутри вида, большей частью связанных с островными насаждениями, положение которых на протяжении многих лет остается спорным. Поэтому для взвешенной оценки степени дивергенции выделенных таксонов и роли экологических и генетических факторов в морфоструктуре островных популяций представляется важным поиск новых «изолятов» и изучение особенностей изменчивости признаков на примере нескольких южных популяций в пределах одного региона.

Материал и методика

В степных районах Красноярского края Л. Ф. Правдиным (1964) упоминаются только такие крупные сосновые массивы, как Минусинские ленточные боры в Минусинской котловине и Балгазикский бор в Туве. До настоящего времени считалось, что Ширинская степь, входящая в состав Северо-Хакасских степей, представляет собой белое пятно в естественном ареале вида (Савин, 1981). Однако в 1997 г. была обнаружена совершенно неисследованная ранее естественная основная популяция, расположенная на границе с лесостепью в небольшой котловине между сопками. Плотность популяции 900—950 деревьев на 1 га.

Описание морфоструктуры ширинской популяции включает в себя 45 анатомо-морфологических характеристик габитуса, хвои, мужских и женских шишек, пыльцы и семян у 30 деревьев 30—40-летнего возраста. Таксационные измерения проведены по стандартной методике (Зарубный и др., 1979). Форма кроны определена по классификациям Е. Г. Мининой, И. Н. Третьяковой (1983) и А. В. Сунцова (1984). Форма и окраска женских, мужских шишек и семян оценивалась на основе разработок Л. Ф. Правдина (1964), С. А. Мамаева (1973) и В. Л. Черепнина (1980).

Хвоя (по 5 пар хвоинок) отбиралась с 5 однолетних побегов в средней части кроны восточной и западной экспозиций. Анатомические признаки листа и параметры пыльцы (у 25—30 пыльцевых зерен) измеряли под микроскопом МБИ-3. Женские шишки по 20 шт. с каждого дерева собирали в декабре—марте. Все измерения проводили до высыхания и раскрытия шишек. Семена измеряли в 20-кратной повторности. Микростробилы собирали по 20 шт. на деревьях в период массового пыления сосны (первая декада июня). Анализ результатов проведен с помощью методов вариационной статистики (Рокицкий, 1976; Шмидт, 1986), компонентного и кластерного анализов (Дубров, 1978; Шемберг, 1986; Животовский, 1991).

Результаты и обсуждения

Всестороннему изучению ряда южных островных боров посвящено множество работ (Голубинский, 1934; Крупеников, 1941; Сукачев, 1948; Грибанов, 1954; Лигачев, 1957; Марцинковский, 1959; Крылов, 1961; Гаель и др., 1962; Правдин, 1964; Мамаев, 1973; Бобров, 1978; Сунцов, 1984; Минина и др., 1988; Дворецкий, 1997, и др.). Многие отмечают, что сосна (*Pinus sylvestris* L.), произрастающая в островных борах Казахстана, Алтайского края, Тувы, Сибири и Забайкалья, отличается от сосны, произрастающей в основной части ареала, рядом генетических и морфо-физиологических особенностей, что послужило поводом к выделению нескольких внутривидовых таксонов.

Так, В. Н. Сукачев (1934) выделяет сосну всех южных островных боров Азии в подвид subsp. *kulundensis* Sukaczew. Г. В. Крылов (1961) минусинской сосне также дает статус подвида — subsp. *minusiensis* Krylow, а Л. П. Сергиевская и Е. Н. Кондратюк (1953) сосну Ононского бора отнесли даже к отдельному виду *P. krylovii* Serg. et Kondr., руководствуясь в основном более крупными размерами шишек и хвои.

Далее история исследования островной сосны шла по пути обобщения накопленных данных и постепенного изменения ее таксономического статуса. Так, Правдин (1964) предлагает сосну в каждой группе изолированных остепненных боров, в том числе подвиды казахстанской, минусинской сосны и сосну Крылова, рассматривать как разновидности одного подвида кулундинской сосны. В то же время, по мнению Е. Г. Боброва (1978), данный подвид был подробно описан еще в 1833 г. К. Ф. Ледебуром и выделен в ранге разновидности *P. sylvestris* β. *sibirica*.

Ледебур в качестве диагностических использовал следующие признаки: большие размеры шишек с более плоским основанием, более крупные семена и короткие листья. По заключению Боброва, «островная и „типичная" *P. sylvestris* различаются лишь по количественным признакам, что не может служить достаточным основанием для выделения сибирской разновидности в более крупный таксономический ранг». Вместе с тем отмечается, что к этой разновидности относится лишь сосна, произрастающая в южной части ареала, а не по всей Сибири.

В ширинской популяции сосна характеризуется невысоким ростом, меньшими диаметром ствола и размерами кроны (диаметра и протяженности) по сравнению с растениями того же возраста в минусинской популяции, различия достоверны ($P > 0.95, 0.99$) (Тихонова, 2000). Здесь на открытых возвышенных участках встречаются карликовые сосны, а 7 % деревьев отличаются в той или иной степени искривлениями ствола. Для ряда островных боров южной Сибири и Казахстана также отмечается повышенная встречаемость сравнительно редких для других частей ареала форм сосны (Минина и др., 1988). На основании исследований, проведенных Сунцовым (1984), в Балгазынском бору в Туве наряду с нормальными по габитусу деревьями были выявлены кустарниковидные, карликовые и полукарликовые особи, приуроченные в основном к дюнным всхолмлениям и опушкам леса. Однако, несмотря на то что проявление карликовости у сосны обыкновенной считается наследственно обусловленным признаком (Ирошников, 1978; Шульга, 1979), такая особенность морфологической структуры некоторых островных популяций сосны, по нашему мнению, не может быть использована как таксономический критерий уже по той причине, что эти морфологические формы представляют собой лишь небольшую группу деревьев и приурочены к определенным экологическим нишам.

Если в описании Ледебура отмечается, что у сибирской разновидности сосны обыкновенной хвоя короче, но, к сожалению, не указаны ее размеры, то Бобров (1978) приводит следующие интервалы параметров хвои, в пределах которых проявляется изменчивость вида: длина — 4—6 см, ширина — 1—1.75 мм и толщина — 0.6 мм. У Правдина (1964) эти интервалы несколько шире, но близки к вышеприведенным величинам: длина — 3.1—7.3 см; ширина — 0.8—2.2 мм; толщина — 0.41—1.1 мм. По предложенной им классификации, средней для этого вида считается длина 45—60 мм, свыше 60 мм — длинная хвоя и ниже 45 мм — короткая.

В этом ряду ширинская популяция характеризуется средними для вида размерами хвои, но приближается к нижнему пределу интервала (табл. 1). Изменчивость сравниваемых признаков также не выходит за установленные границы. В то же время известно, что хвоя очень чутко реагирует на условия местообитания, что проявляется в значительных межпопуляционных различиях по этому признаку. Исследования, проведенные нами в искусственных насаждениях Ширинской степи, семена для которых были собраны в Минусинском бору, показывают, что средняя длина хвои сосен минусинского происхождения (55.2 мм) в условиях Ширинской степи уменьшается до 44.4—49.6 мм. Правдин часть островных боров относит в группу с длинной хвоей (популяции Западного Казахстана, Алтайского края, Прибайкалья, Забайкалья и Минусинские боры), другую часть — к группе популяций со средней длиной хвои (сюда отнесена и Ононская популяция, выделенная, как уже отмечалось выше, в отдельный вид по более крупным хвое и шишкам). И лишь у карликовых деревьев в Балгазынском бору формируется короткая и толстая хвоя (Сунцов, 1984). Таким образом, данная Ледебуром характеристика хвои не может быть использована в диагностике сибирской разновидности *Pinus sylvestris*.

Количество смоляных каналов в хвое также мало отличается от среднего числа, указанного для Западной и Восточной Сибири и Забайкалья. Однако в ширинской популяции, так же как и в борах Северного Казахстана, довольно часто встречаются смоляные каналы, частично или полностью погруженные в паренхиму хвои. Как известно, периферическое положение смоляных каналов в хвое считается достаточно устойчивым диагностическим признаком *P. sylvestris*, и лишь в борах Казахстана и Алтая установлена наибольшая встречаемость погруженных каналов (от 19 до 100 % срезов). В ширинской популяции они обнаружены у 37 % деревьев (от 4 до 75 % срезов на отдельных деревьях).

Сукачев (1948) при выделении subsp. *kulundensis* Sukacz. указывает лишь на 2 признака — бóльшие продолжительность жизни хвои (которая не опадает в течение 6—7 лет) и размеры шишек. И действительно, средний возраст хвои у сосен Ширинской популяции составляет 5.6 лет с колебаниями от 3 до 8 лет. Однако продолжительность жизни хвои деревьев минусинской популяции, относимой к тому же подвиду, в среднем составляет 3.4 года, что характерно для популяций, произрастающих в основной части ареала.

В отличие от ононской, минусинской и западно-сибирской популяций, где шишки крупнее и большее число сосен относится к коричневошишечной форме с крючковатыми апофизами щитка, шишки у «ширинской» сосны мелкие, чаще (в 78 % случаев)

ТАБЛИЦА 1

Индивидуальная изменчивость параметров хвои сосны в ширинской популяции

Признаки	M	m	Cv, %	min	max
Длина хвои, мм	46.89	1.015	11.9	34.80	64.60
Ширина хвои, мм	1.24	0.022	9.9	1.02	1.57
Толщина хвои, мм	0.42	0.008	11.0	0.35	0.54
Число смоляных каналов, шт.	10.1	0.21	11.4	8.0	12.8

Примечание. M — среднее значение, m — ошибка среднего, Cv — коэффициент вариации, min — минимальные значения, max — максимальные значения.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика женских шишек сосны ширинской популяции

Признаки	X	m	Cv, %	min	max
Длина шишек, мм	34.7	0.64	10.1	29.7	45.3
Диаметр шишек, мм	18.4	0.5	15.2	13.7	25.4
Форма шишек (отношение длины к диаметру)	1.88	0.04	11.5	1.42	2.48
Число чешуй у					
f. *gibba*	22.9	1.44	34.4	9.5	42.4
f. *plana*	22.8	1.52	36.6	8.6	46.2
f. *reflexa*	10.4	1.67	87.7	0	39.3

Примечание. См. табл. 1.

светло-серой окраски и яйцевидной формы, преобладают особи с плоским (f. *plana*) и бугорчатым (f. *gibba*) апофизами щитка, гораздо реже — с крючковатым (f. *reflexa*) (табл. 2). Сунцовым (1984) для сосновых боров Центральной Тувы также приводятся данные о малых размерах шишек, но там преобладают темноокрашенные с крючковатыми апофизами формы. Таким образом, ширинская популяция близка к тувинской популяции по размерам женских шишек, но отличается от нее и других островных насаждений по окраске и преобладающим формам апофиза щитка. Последние 2 признака характерны для сосны основной части ареала (Правдин, 1964; Кузьмина, 1978, и др.).

Имеется еще одна отличительная черта ширинской популяции — довольно высокая доля сосен с шишками ширококонусовидной формы. Такие деревья здесь составляют 40 % (по сравнению с 7 % в минусинском популяции). Узкоконусовидные формы встречаются реже — в 13 % случаев. Подобная особенность отмечается и А. И. Чернодубовым (1994) для 2 боров на юге русской равнины (Старый Оскол и Хреновский бор). Эти популяции на 60 и 73 % представлены ширококонусовидными формами. Между тем индекс формы шишек, по мнению ряда исследователей, является одним из наиболее стабильных признаков вида и используется в качестве маркера генетической изменчивости популяций сосны (Видякин, 1991; Чернодубов, 1995, и др.).

Микростробилы деревьев в ширинской популяции большей частью окрашены в желтый цвет (61 % — желтых, 32 — розовых и 7 % — красных), что характерно и для других популяций сосны на юге ареала вида (Правдин, 1964; Черепнин, 1980). Существенных различий по абсолютным и относительным размерам пыльцы между сравниваемыми популяциями не обнаружено. Исключение составляют 4 дерева, у которых встречаются пыльцевые зерна с 1 и 3 воздушными мешками. Вероятно, такое отклонение связано с воздействием неблагоприятных климатических условий и может считаться аномальным для сосны. В то же время стоит отметить, что пыльцевые зерна с 3 воздушными мешками способны к прорастанию, при этом длина пыльцевых трубок достигает не меньших по сравнению с нормальными пыльцевыми зернами размеров.

Различия по размерам и окраске семян также оказались невелики. Цвет семян в ширинской популяции варьирует от светло-серого до различных оттенков коричневого и черного в пропорции 11 : 42 : 47. Этот признак связывают в большей степени с эколого-географическими условиями произрастания сосны (Правдин, 1964; Черепнин, 1980). Учитывая данное обстоятельство и отсутствие существенных различий, приведенные характеристики семян не могут быть использованы для внутривидовой систематики вида. Из 10 учтенных признаков семян достоверные различия установлены только по соотношению длины и ширины семени и крылышка — у сосен Ширинского бора семена и их крылышки более вытянуты (рис. 1). Интересно отметить, что такие признаки формы семян, как соотношение абсолютных и относительных длин семени и крылатки, более стабильны и остаются неизменными даже в условиях интродукции.

В целом наиболее значимыми для ширинской популяции отличительными признаками являются: большая продолжительность жизни хвои, наличие деревьев с погру-

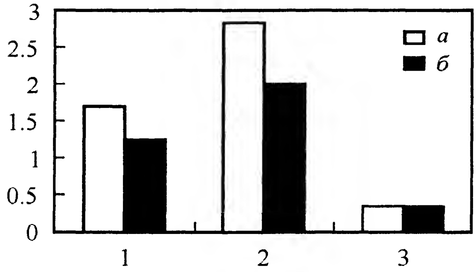


Рис. 1. Форма семян сосны в ширинской (*а*) и минусинской (*б*) популяциях.

По оси абсцисс: 1 — относительная длина семени, 2 — относительная длина крылышка, 3 — отношение длины семени к длине крылышка.

женными в паренхиму хвои смоляными каналами, небольшие размеры женских и мужских шишек, достоверно бо́льшая частота встречаемости сосен с ширококонусовидными шишками, преобладание форм светло-серой окраски женских шишек с бугорчатым и плоским апофизами щитка семенной чешуи.

Оценка межпопуляционных различий включала также результаты компонентного и кластерного анализов с привлечением всего комплекса сравниваемых характеристик деревьев и отбором наиболее информативных из них. В работе мы ограничились подробным анализом 3 главных компонент при 71.8 % -м охвате ими общей вариабельности признаков, поскольку имеется указание на достаточность интерпретации 3—5 главных компонент, обобщающих бо́льшую часть индивидуальной изменчивости — 70—90 % общей дисперсии (Шмидт, 1984; Шемберг, 1986; Животовский, 1991). По общему мнению названных авторов, правильно интерпретировать их большее число довольно сложно.

1-я главная компонента включает 34.1 % общей вариабельности признаков и связана в первую очередь с габитуальными характеристиками деревьев, размерами хвои, женских шишек и семян. Ее анализ позволяет заключить, что с увеличением высоты и диаметра ствола и размеров кроны дерева увеличиваются размеры хвои, женских шишек и семян. Наряду с этим наблюдаются уменьшение относительного диаметра шишек, увеличение в них числа чешуй с бугорчатым и крючковатым апофизами щитка, а также общего числа чешуй в женских шишках преимущественно коричневого и темно-коричневого цвета. Указанные особенности в сопряженной изменчивости признаков свойственны в большей степени деревьям минусинской популяции.

Во 2-й главной компоненте наибольшим весом обладают размеры семян. С увеличением абсолютных размеров семян возрастают значения относительной длины семян и крылышек, в женских шишках (преимущественно серо-зеленой окраски) возрастает число чешуй с плоской формой апофиза щитка, уменьшаются размеры хвои, увеличивается продолжительность ее жизни и частота встречаемости смоляных каналов, погруженных в паренхиму хвои, уменьшаются высота и диаметр ствола, а также площадь проекции кроны дерева. Указанная сопряженность признаков свойственна ширинской популяции. Деревья минусинской популяции в этой компоненте имеют только отрицательный вес. Отметим, что на долю второй главной компоненты приходится 23.5 % обобщенной дисперсии.

В пределах 3-й компоненты, показывающей сопряженную изменчивость морфологических признаков пыльцы, размах изменчивости таков, что популяции во многом перекрываются. Суммарный вклад этой компоненты в общую дисперсию равен 14.2 %.

Ординация минусинской и ширинской популяций сосны на плоскости первых 2 главных компонент показывает, что они хорошо разделяются 2-й главной компонентой (рис. 2). Для минусинской популяции в целом выявлены противоположные тенденции в характере взаимодействия признаков, наблюдаемые во 2-й главной компоненте и свойственные большей части деревьев ширинской популяции. Необходимо отметить, что четко обособляются как основные, так и сопутствующие формы популяций. Последние разделяются уже в пределах 1-й главной компоненты: сопутствующая форма ширинской популяции в отличие от минусинской занимает отрицательное по направлению к векторам 1-й и 2-й главных компонент положение. Анализ показывает, что этой группе деревьев свойственен совершенно иной тип сопряженной изменчивости

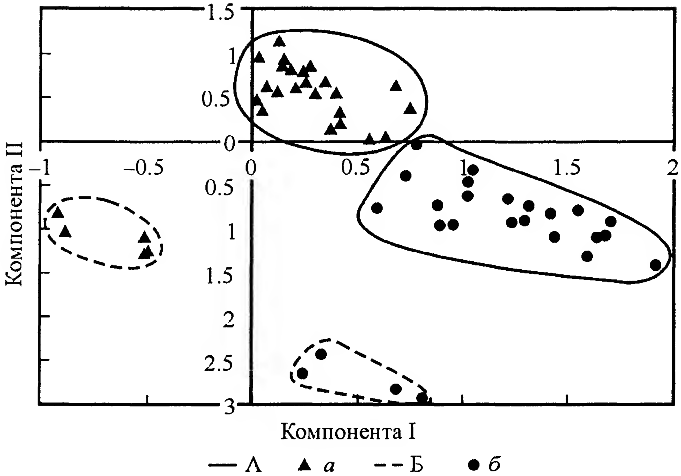


Рис. 2. Ординация ширинской (*а*) и минусинской (*б*) популяций сосны на плоскости I и II главных компонент.

А — основная и *Б* — сопутствующая формы. По оси абсцисс — I главная компонента, по оси ординат — II главная компонента.

признаков, проявившийся на уровне 5-й главной компоненты. Для сосен этой формы характерна серая и серо-зеленая окраска шишек, вместе с увеличением размеров женской шишки и ее относительной длины повышается число чешуй с плоским и бугорчатым апофизами щитка, а также общее число чешуй в шишке, в то время как остальным растениям свойственно увеличение длины шишки и общего числа чешуй вместе с возрастанием доли чешуй с бугорчатым и крючковатым апофизами щитка.

Компонентный анализ позволил оценить и отобрать наиболее значимые признаки, которые в дальнейшем послужили основой для классификации популяций и оценки межпопуляционных различий. С этой целью использовался кластерный анализ. Отбор признаков проводился с учетом их значимости в главных компонентах и невысокой коррелированности и вариабельности. Таким условиям удовлетворяют следующие характеристики: возраст хвои, число смоляных каналов и их расположение в хвое, форма проводящего пучка хвои, индекс женской шишки и ее окраска, относительная длина семени и крылатки.

Мерой сходства между популяциями послужило евклидово расстояние с предварительным нормированием значений признаков x_i — $x_{ср}/\sigma_i$. Уровень дивергенции популяций оказался достаточно высок и превысил единицу (2.42). Необходимо отметить, что четких границ значений меры сходства, на основании которых можно было бы с уверенностью отнести группу особей к тому или иному таксону, не существует. Однако имеются примеры достаточно подробных и обширных таксономических исследований, проведенных на примере робуроидных дубов (Меницкий, 1971), лиственниц (Милютин, Кравцов, 1984), берез (Шемберг, 1986), в которых сопоставляются статистические методы оценки различий между популяциями, видами и их гибридами. В частности, М. А. Шемберг (1986) приводит следующие значения евклидова расстояния между березами каменной и повислой — 1.30 и 1.61 для различных районов произрастания. Они сопоставимы с приведенными автором значениями расстояния Махаланобиса (D) между этими видами от 16.08 до 3.51 в зависимости от условий среды. По мнению Ю. Л. Меницкого (1971), ограничив индивидуальную изменчивость популяций интервалом $\pm 2\sigma$, видами можно считать такие 2 непересекающиеся совокупности, расстояние между центрами которых превышает 4D. Однако, как нам представляется, необходимо учитывать специфику характера изменчивости видов. В частности, сосна известна высокой полиморфностью и экологической пластичностью, что непосредственно отражается на значениях меры сходства между популяциями.

Сравниваемые нами минусинская и ширинская популяции формально по результатам оценки сходства могли бы быть отнесены к отдельным видам. Однако, учитывая широкую норму реакции сосны обыкновенной и большое разнообразие форм вида в различных частях ареала, можно предположить, что минусинская и ширинская популяции относятся к разным внутривидовым таксонам, ранг которых пока не определен. Возможно, они являются разновидностями или подвидами, адаптированными к определенному сочетанию условий произрастания в южной части ареала. Это частично подтверждается результатами исследований, проведенных в искусственных насаждениях Ширинской сухой степи, где происходит естественный отбор преимущественно тех деревьев минусинского происхождения, характеристики которых сходны с большей частью сосен ширинской популяции, в том числе и по характеру сопряженной изменчивости признаков. Такие заметные преобразования в морфологической и генетической структуре популяций вида в периоды резко изменяющихся условий среды отмечаются и другими авторами (Меницкий, 1971). В условиях культуры более устойчивыми оказались следующие признаки: окраска и относительный диаметр женских шишек и относительные размеры семян.

Заключение

Результаты сравнительного анализа изменчивости морфолого-анатомических признаков сосны ширинской популяции с другими островными борами показывают, что, несмотря на то что сосна в южной части ареала действительно отличается от основной его части, между популяциями имеются такие различия, которые затрагивают основные в определении как разновидности var. *sibirica* L., так и подвида subsp. *kulundensis* Sukacz. признаки. Таким образом, сосна всех южных островных боров Азии не может быть объединена в отдельную общую разновидность или подвид. Объединение в один таксон всех южных островных популяций представляется неправомерным не только на основании признаков, приведенных Ледебуром, Правдиным и другими авторами в качестве диагностических, но и по ряду других количественных и качественных характеристик.

Несмотря на соответствие расстояния между описанными формами уровню межвидовых различий, некоторые противоречия (совместное произрастание, наличие переходных форм, экологическая приуроченность и др.) не позволяют выделить их в качестве самостоятельных видов. Изменчивость сравниваемых признаков также не выходит за установленные для вида пределы. Таким образом, сравниваемые популяции относятся к разным таксонам, ранг которых пока не выяснен. Для этого необходимы дальнейшая разработка и уточнение системы оценки различий методами многомерного анализа, используемыми в таксономических исследованиях, применительно к различным по уровню варьирования таксонам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 187 с.

Видякин А. И. Изменчивость формы шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке европейской части СССР // Лесоведение. 1991. № 3. С. 45—52.

Гаель А. Г., Брысова Л. П., Каменецкая И. В. и др. Лесорастительные условия ленточных боров Прииртышья // Тр. Лаб. лесоведения АН СССР. М., 1962. Т. 4. С. 62.

Голубинский С. С. Ленточные боры Западносибирского края // Тр. Лебяжинской зональной лесной опытной станции. Свердловск—М., 1934. Т. 1. 208 с.

Грибанов Л. Н. Ленточные боры Алтайского края и Казахстана. М., 1954. 88 с.

Дворецкий Н. И. Изменчивость сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 1997. 18 с.

Дубров А. М. Обработка статистических данных методом главных компонент. М., 1978. 135 с.

Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М., 1991. 271 с.

Зарудный И. Н., Моисеев В. С., Логвинов И. В. Основы лесного хозяйства и таксация леса. М., 1979. 304 с.

Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск, 1978. С. 4—20.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.; Л., 1944. 245 с.

Крупеников И. А. К истории островных лесов Кустанайской области // Докл. АН СССР. Новая серия. 1941. Т. 30. № 7. С. 664—665.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. История изучения, типы лесов, районирования, пути использования и улучшения. М., 1961. 176 с.

Кузьмина Н. А. Изменчивость генеративных органов сосны обыкновенной в Приангарье // Селекция хвойных пород в Сибири. Красноярск, 1978. С. 96—120.

Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков некоторых биоэкологических свойств сосны обыкновенной в пределах Бурят-Монгольской АССР. М., 1957. 15 с.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 282 с.

Марцинковский Л. А. Материалы по изучению сосновых лесов Тувы // Леса Тувинской автономной области. Красноярск, 1959. С. 80—98.

Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Л., 1971. 196 с.

Милютин Л. И., Кравцов Б. А. Исследование изменчивости лиственницы многомерными методами // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск, 1984. С. 90—99.

Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 197 с.

Минина Е. Г. и др. Сосна обыкновенная в Южной Сибири / Под ред. Л. И. Милютина. Красноярск, 1988. 148 с.

Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. М., 1964. 190 с.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973. 320 с.

Савин Е. Н. Научные основы степного лесоводства и защитного лесоразведения // Тез. докл. Всесоюз. конф. «Актуальные вопросы исследования лесов Сибири». Красноярск, 1981. С. 142—143.

Сергиевская Л. П., Кондратюк Е. Н. Сосновый остров в Агинской степи // Бот. журн. 1953. № 10. С. 1—5.

Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., 1934. 573 с.

Сукачев В. Н. Кокчетавские горные леса // Землеведение. 1948. Т. 62. № 2. С. 263—285.

Сунцов А. В. Формовое разнообразие сосны обыкновенной в Центральной Туве // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск, 1984. С. 124—132.

Тихонова И. В. Адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к условиям Ширинской степи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2000. 16 с.

Черепнин В. Л. Изменчивость семян сосны обыкновенной. Новосибирск, 1980. 183 с.

Чернодубов А. И. Изменчивость морфолого-анатомических признаков сосны обыкновенной в островных борах юга русской равнины // Лесоведение. 1994. № 2. С. 28—35.

Чернодубов А. И. Разнообразие сосны обыкновенной в островных борах юга русской равнины // Тез. конф. «Биологическое разнообразие лесных экосистем». М., 1995. С. 126.

Шемберг М. А. Береза каменная. Новосибирск, 1986. 174 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: Учеб. пособие. Л., 1984. 288 с.

Шульга В. В. О карликовой форме сосны и «ведьминой метле» // Лесоведение. 1979. № 3. С. 82—86.

SUMMARY

Pinus sylvestris occurring in the steppified Shira pine forest is characterized. Analysis of variation of morphological and anatomical characters of trees from Shira population in comparison with other insular pine populations is made. Their similarity and differences are indicated. Diagnostic characters of intraspecific taxa are discussed in the context of investigations of the steppified pine forests. The conclusion is made about inexpediency of their merging in one subspecies *P. sylvestris* subsp. *kulundensis* or one variety *P. sylvestris* var. *sibirica*.

УДК 630* 561.24; 630* 228.7; 630* 165.3

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Ю. В. Савва, Е. А. Ваганов, Л. И. Милютин

ОСОБЕННОСТИ РЕАКЦИИ РАЗЛИЧНЫХ КЛИМАТИПОВ *PINUS SYLVESTRIS* НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Yu. V. SAVVA, E. A. VAGANOV, L. I. MILYUTIN. RESPONSE OF *PINUS SYLVESTRIS* PROVENANCES TO CHANGES OF CLIMATIC FACTORS

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)433686
E-mail: Institute@forest.akadem.ru

Поступила 18.06.2002
Окончательный вариант получен 06.12.2002

Изучены географические культуры сосны, созданные в 1964 г. в лесостепи и в 1974 г. в южной тайге Красноярского края. Анализ характеристик структуры годичных колец выявил сохранение наследственно закрепленной реакции деревьев сосны на климатические факторы, свойственные месту их происхождения. У деревьев из высоких широт сохраняется ориентация на ускоренный рост в начале сезона, затем быстрый переход к формированию поздней древесины и более ранний переход к замедлению роста, чем у деревьев из средних широт. Однако наследственно закрепленная способность не столь велика (до 85—87 %), что свидетельствует о высоких адаптивных возможностях сосны обыкновенной при изменениях климатических факторов.

Ключевые слова: радиальный рост, плотность годичного кольца, географические культуры, дендроэкология, климатические факторы, дендрохронология.

Прогнозируемые глобальные изменения температуры могут привести к смещению границ климатических зон к северу на несколько сотен километров в течение ближайших 50 лет. Сдвиг ботанико-географических зон будет отставать от сдвига климатических, в связи с чем виды и сообщества окажутся в других климатических режимах (Davis, 1989). Реакция видов, занимающих обширные ареалы, в конкретных условиях произрастания на изменения климата изучена недостаточно (Оценки..., 1992; Tchebakova et al., 1995). Экспериментально исследовать реакцию древесных растений на быстрые изменения климатических условий позволяют географические культуры, созданные в конкретных природных условиях из семян древесных растений, собранных в разных частях их ареала (Обновленский, 1950; Matyas, Yetman, 1992; Shutyev, Giertich, 1998, и др.). Рост географических культур как бы моделирует ситуацию быстрых климатических изменений и перемещения границ природно-климатических зон.

Структура годичных колец является интегральной характеристикой важнейших биологических процессов формирования древесины, таких как деление клеток, рост их растяжением и синтез веществ вторичной клеточной стенки (ее утолщение) (Barnett, 1981; Savidge, 1996). В ходе этих процессов, с одной стороны, реализуется генетическая программа дифференцировки ксилемы, с другой стороны, эта программа испытывает прямое и косвенное влияние внешних условий. С этих позиций анализ влияния изменения климатических факторов на процесс дифференцировки ксилемы и окончательно структуру годичных колец у климатипов сосны представляет собой важную задачу.

Методической новизной в данной работе является использование методов и приемов дендрохронологии, дендроклиматологии и экологической анатомии древесины. Комплексные исследования структуры годичных колец для значительного набора климатипов разного происхождения в географических культурах Сибири проводились впервые.

Цель настоящей работы — выявить и оценить наследственно закрепленные особенности реакции климатипов на климатические изменения.

Материал и методика

В 1964 и 1974 гг. Лабораторией лесной генетики и селекции Института леса СО РАН под руководством А. И. Ирошникова, Л. И. Милютина и Н. А. Кузьминой были заложены географические культуры сосны обыкновенной в южной тайге и лесостепи Красноярского края. Способы создания географических культур изложены ранее Кузьминой (1999) и Ирошниковым (1977). В качестве объектов исследования использованы 405 деревьев сосны 16 климатипов в возрасте 23 лет в южной тайге и 292 дерева сосны 12 климатипов в возрасте 33 лет в лесостепи (табл. 1, рис. 1).

Климатические условия районов детально описаны И. А. Коротковым (1964) и В. И. Зюбиной (1974).

Керны древесины использовали для денситометрического анализа (Schweingruber, 1988; Eschbach et al., 1995). При помощи денситометра DENDRO-2003 у каждого дерева измеряли ширину годичного кольца, ширину ранней и поздней древесины, долю поздней древесины, максимальную и минимальную плотности, а также плотности ранней и поздней древесины. Для каждой из характеристик были построены серии погодичных изменений их величин — хронологии. Усреднением измерений по отдельным

ТАБЛИЦА 1

Географические координаты места происхождения семян сосны и некоторые характеристики годичных колец у климатипов

№	Климатип	Широта (°с. ш.)	Долгота (°в. д.)	TRW, мм	PLW	MAX, г/см^3
			Южная тайга			
1	Печенга	69°40′	31°17′	2.38	0.22	0.76
7	Туруханск	65°51′	88°04′	2.72	0.21	0.73
14	Якутск	62°11′	129°37′	2.91	0.18	0.75
2	Пряжа	61°45′	33°40′	3.69	0.20	0.73
8	Северо-Енисейск	60°27′	93°04′	3.50	0.19	0.73
9	Богучаны	58°23′	97°26′	3.55	0.17	0.71
5	Ревда	56°47′	58°54′	3.54	0.16	0.76
15	Аян	56°26′	138°13′	3.17	0.18	0.80
3	Куровск	55°35′	38°55′	3.87	0.17	0.69
10	Минусинск	53°43′	91°45′	3.33	0.18	0.73
4	Никольск	53°42′	46°04′	3.72	0.17	0.77
6	Авзян	53°35′	57°32′	2.80	0.19	0.77
12	Заудинск	51°45′	108°50′	3.74	0.17	0.74
16	Свободный	51°28′	128°04′	3.87	0.17	0.72
11	Балгазын	52°58′	95°10′	2.93	0.18	0.72
13	Кяхта	50°28′	106°30′	3.12	0.18	0.74
			Красноярская лесостепь			
28	Сангарск	63°58′	127°28′	1.50	0.24	0.80
22	Лена	60°43′	114°53′	1.93	0.20	0.82
23	Олекма	60°22′	120°24′	2.83	0.20	0.85
20	Богучаны	58°23′	97°26′	2.51	0.20	0.82
17	Пермь	58°00′	56°20′	2.52	0.20	0.83
21	Казачинск	57°43′	93°17′	2.32	0.21	0.80
18	Свердловск	56°50′	60°50′	2.37	0.20	0.80
19	Миасс	55°00′	60°00′	2.37	0.21	0.80
24	Тыгда	53°06′	126°21′	2.31	0.21	0.90
25	Улан-Удэ	51°49′	107°35′	2.52	0.19	0.81
26	Джида	50°40′	106°10′	2.19	0.22	0.82
27	Лениногорск	50°20′	85°33′	1.92	0.20	0.88

Примечание. TRW — ширина годичного кольца, PLW — доля поздней древесины, MAX — максимальная плотность.

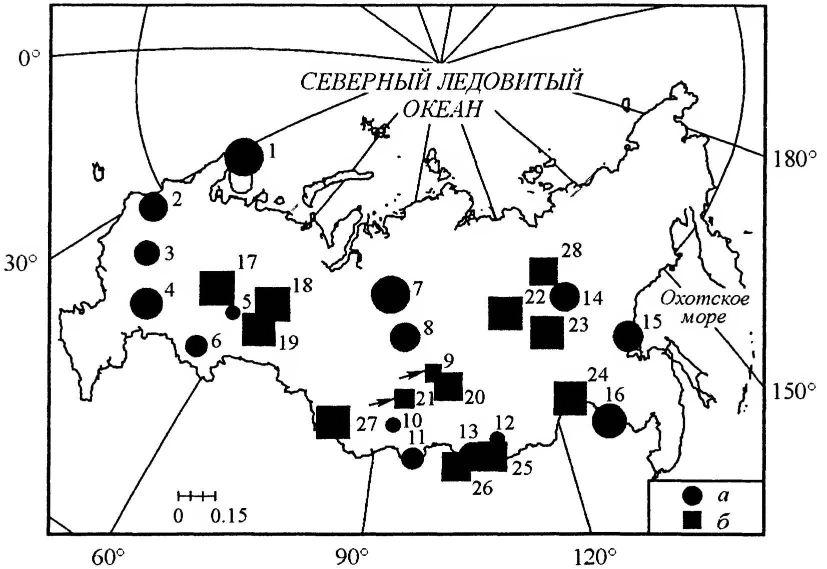


Рис. 1. Картосхема мест происхождения семян сосны в географических культурах южной тайги (*а*) и лесостепи (*б*).

Нумерация климатипов дана в соответствии с табл. 1. Стрелочкой обозначены места произрастания географических культур (местные климатипы). Диаметр окружностей и ширина сторон квадратов прямо пропорциональны нормализованным евклидовым расстояниям с местным климатипом.

деревьям в пределах климатипа получали хронологии для каждого климатипа (рис. 2). Метод индексирования (Cook et al., 1990) производили путем сглаживания хронологий линейными и нелинейными функциями, что позволило устранить влияние возраста на погодичную изменчивость характеристик (рис. 3). Стандартное отклонение для индексных характеристик явилось оценкой изменчивости, обусловленной вариациями местных погодных условий (погодная изменчивость).

Изменчивость от дерева к дереву в пределах климатипа (индивидуальную изменчивость) оценивали следующим образом. Сначала рассчитывали индексы для каждой индивидуальной кривой как отношение измерений по отдельным деревьям в пределах климатипа к усредненным измерениям для этого климатипа. Затем для полученных индивидуальных кривых индексов рассчитывали стандартное отклонение.

Характеристики структуры годичных колец и оценки их индивидуальной и погодной изменчивости использовали для кластерного анализа климатипов с целью оценки их сходства и различия (Айвазян и др., 1989).

Характеристики в пределах каждого кластера климатипов усредняли, и рассчитывали коэффициенты корреляции с данными по среднемесячной температуре и осадкам близлежащих метеостанций («Богучаны» и «Сухобузимо») для оценки климатического отклика у каждого кластера климатипов.

Для оценки отклика на погодные изменения в районе произрастания культур рассчитывали коэффициенты чувствительности (Fritts, 1976; Шиятов, 1986). При сравнении климатического отклика разных климатипов сосны по сравнению с местным (климатип «Богучаны» в южной тайге и климатип «Казачинск» в лесостепи) рассчитывали коэффициенты синхронности и корреляции между индексными характеристиками (Шиятов, 1986; Schweingruber, 1988). Эти коэффициенты, выраженные в относительных единицах, были использованы для расчета нормированных евклидовых расстояний, отделяющих климатипы от местного климатипа (Айвазян и др., 1989).

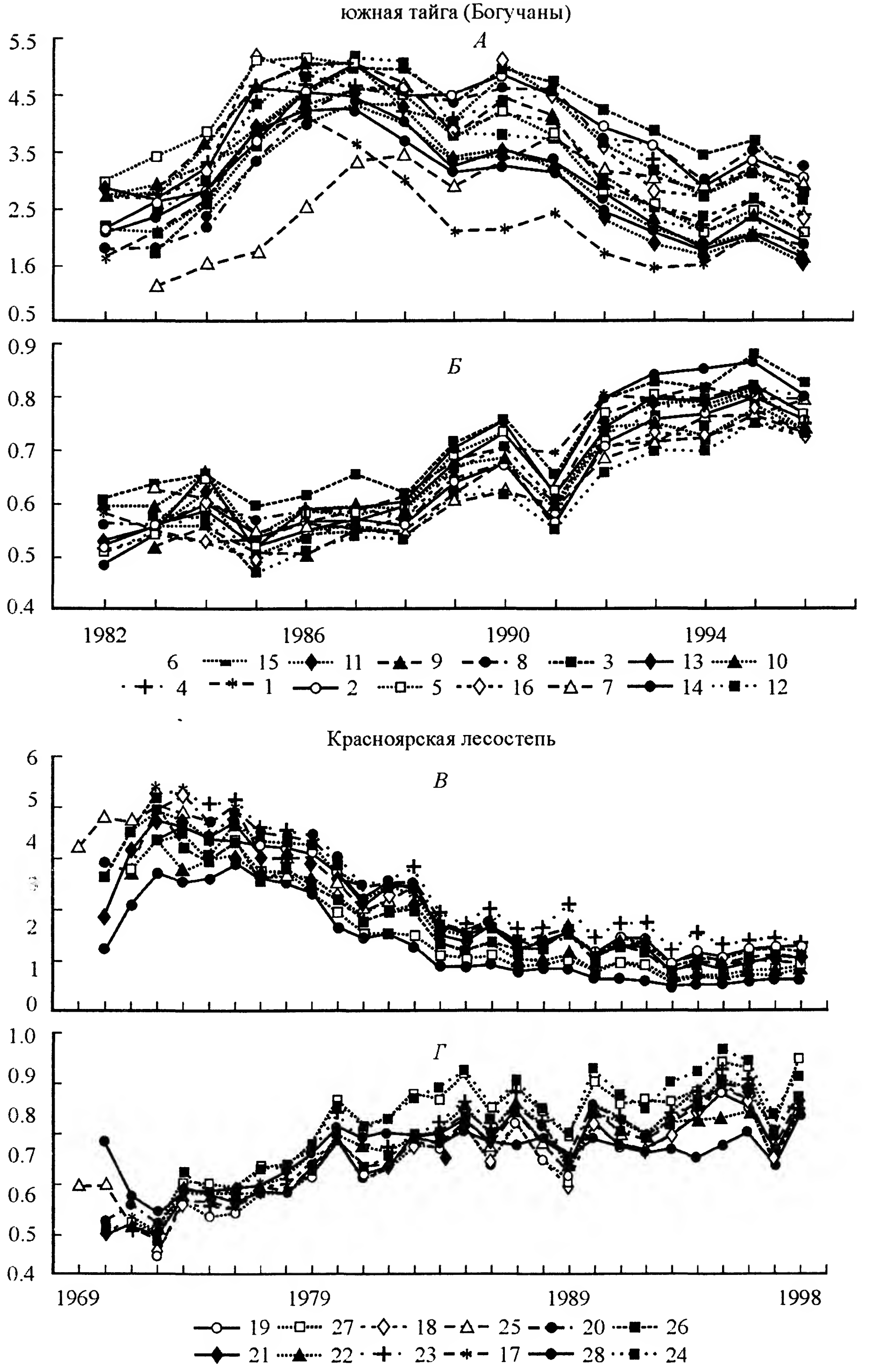
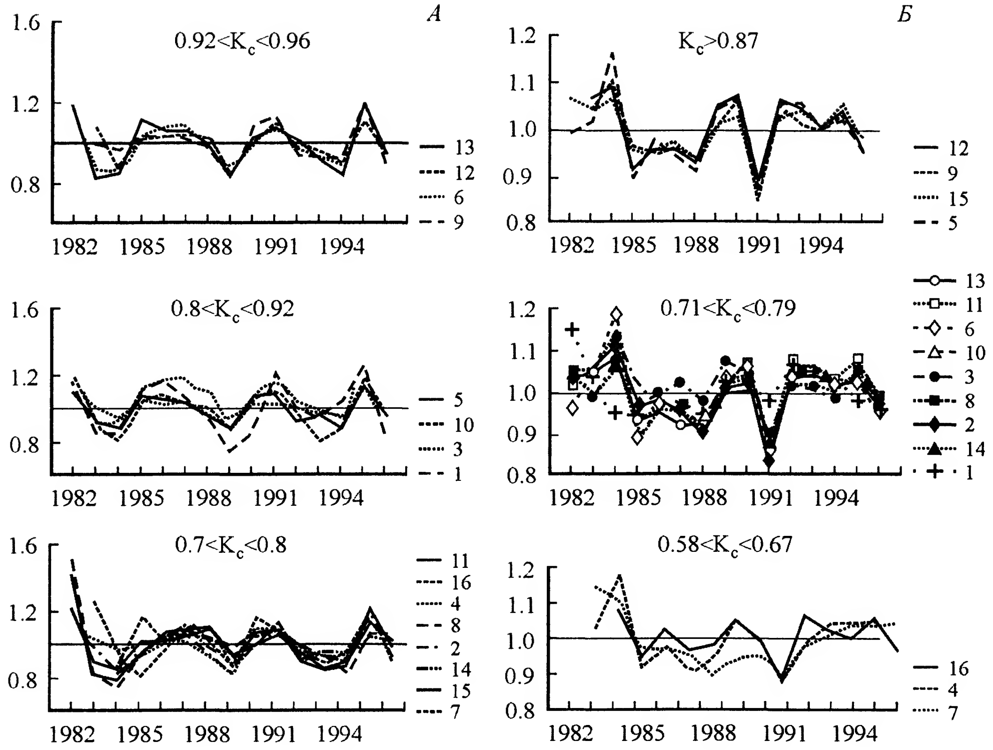


Рис. 2. Возрастные кривые климатипов.

Нумерация климатипов дана в соответствии с табл. 1. По оси абсцисс — годы; по оси ординат графиков *А* и *В* — ширина годичного кольца, мм; по оси ординат графиков *Б* и *Г* — плотность поздней древесины, г/см^3.

южная тайга



Красноярская лесостепь

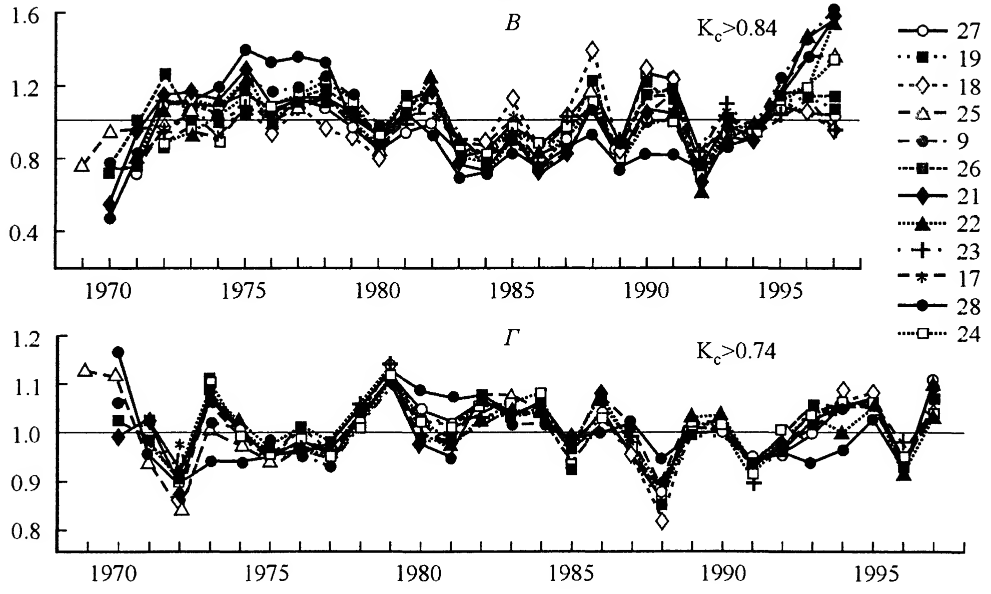


Рис. 3. Индексные кривые климатипов.

Нумерация климатипов в соответствии с табл. 1. K$_c$ — коэффициент синхронности. По оси абсцисс — годы; по оси ординат графиков *А* и *В* — ширина годичного кольца, индексы; по оси ординат графиков *Б* и *Г* — плотность поздней древесины, г/см^3.

Результаты

Были выявлены сходства и различия в реакции климатипов на вариации климатических факторов. В табл. 1 представлены некоторые из исследуемых характеристик у отдельных климатипов. Возрастные изменения характеристик одинаковы для климатипов в географических культурах южной тайги и лесостепи, но различаются между собой (рис. 2).

Климатипы в географических культурах в лесостепи более чувствительны к изменению погодных условий, чем климатипы в южной тайге. Минимальное значение коэффициента чувствительности характерно для плотности ранней древесины у климатипов в южной тайге и в лесостепи (0.026—0.043) и (0.046—0.066); максимальное — для ширины поздней древесины (0.197—0.359) и (0.216—0.348). Отсюда видно, что показатели поздней древесины годичных колец более чувствительны, чем показатели ранней древесины, и показатели ширины годичных колец более чувствительны, чем показатели плотности годичных колец.

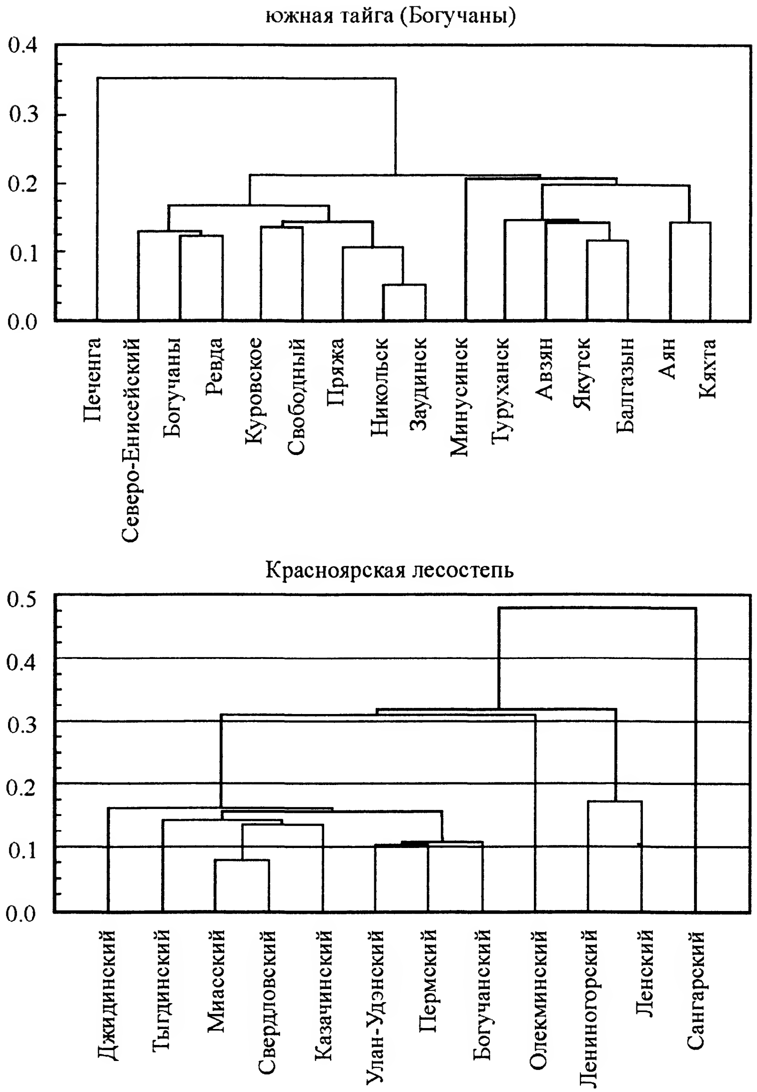
Были произведены оценки индивидуальной и погодной изменчивости у климатипов (табл. 2). Изменчивость между деревьями в пределах каждого климатипа оказалась

ТАБЛИЦА 2

Погодная изменчивость и отношение индивидуальной изменчивости к погодной изменчивости разных характеристик годичных колец (в индексных значениях)

Климатип	Погодная изменчивость / соотношение индивидуальной и погодной изменчивости (индексы)			
	TRW	PLW	MIN	MAX
Южная тайга (Богучаны)				
Кяхта	0.12/1.9	0.18/1.3	0.05/2.4	0.07/1.1
Балгазын	0.12/2.3	0.16/1.7	0.06/1.6	0.09/0.9
Заудинск	0.09/2.1	0.11/2.6	0.06/1.9	0.07/1.0
Свободный	0.13/1.8	0.19/1.6	0.04/4.0	0.05/1.4
Ревда	0.09/2.4	0.13/1.9	0.05/2.2	0.08/1.0
Авзян	0.10/2.3	0.16/1.5	0.04/3.1	0.09/1.1
Никольск	0.10/2.6	0.12/2.5	0.04/2.9	0.08/1.2
Минусинск	0.12/2.0	0.17/1.5	0.05/2.0	0.08/1.3
Куровск	0.06/3.0	0.14/2.1	0.07/2.2	0.05/1.9
Богучаны	0.10/2.4	0.14/2.0	0.07/2.4	0.06/1.4
Северный Енисейск	0.17/1.2	0.15/1.6	0.05/2.3	0.04/1.9
Пряжа	0.10/2.0	0.19/1.2	0.05/2.2	0.07/1.3
Якутск	0.08/3.2	0.12/1.9	0.03/3.9	0.07/1.0
Аян	0.16/1.4	0.10/2.5	0.03/2.2	0.06/1.3
Туруханск	0.12/2.0	0.10/2.6	0.03/3.7	0.07/0.9
Печенга	0.15/1.8	0.09/2.8	0.04/2.7	0.08/1.4
Красноярская лесостепь				
Сангарск	0.28/2.2	0.20/1.4	0.08/1.9	0.07/2.0
Лена	0.19/2.2	0.19/1.2	0.08/1.9	0.06/1.6
Олекма	0.13/1.6	0.23/1.0	0.07/2.1	0.06/1.2
Богучаны	0.23/1.4	0.24/1.0	0.07/1.7	0.05/1.5
Пермь	0.10/2.4	0.23/1.0	0.06/1.8	0.05/1.6
Казачинск	0.24/1.3	0.27/0.9	0.06/1.9	0.06/1.5
Свердловск	0.15/1.3	0.30/0.9	0.07/1.5	0.07/1.2
Миасс	0.13/2.0	0.29/0.8	0.07/1.7	0.07/1.2
Тыгда	0.15/1.9	0.26/0.9	0.04/2.4	0.06/1.0
Улан-Удэ	0.17/1.5	0.30/0.8	0.07/1.5	0.07/1.1
Джида	0.15/1.8	0.25/1.0	0.07/1.8	0.06/1.3
Лениногорск	0.14/2.7	0.28/0.8	0.06/1.2	0.07/1.2

Примечание. MIN — минимальная плотность (см. табл. 1). Сокращения остальных колонок, как в табл. 1.


южная тайга (Богучаны)

Красноярская лесостепь

Рис. 4. Дендрограммы сходства—различия климатипов.

По оси абсцисс — климатипы, по оси ординат — относительное расстояние.

высокой. Так, индивидуальная изменчивость характеристик структуры годичных колец превосходит погодную изменчивость в 1—4 раза для климатипов в южной тайге и в 1—3 раза для климатипов в лесостепи (табл. 2).

Средние значения характеристик, оценки их индивидуальной и погодной изменчивости были использованы для кластеризации климатипов. Кластерный анализ по комплексу некоррелированных между собой характеристик годичных колец (ширина годичного кольца, плотность поздней и ранней древесины и доля поздней древесины) распределил климатипы каждого исследованного участка культур на 3 группы (рис. 4). Климатипы в географических культурах, созданных в южной тайге, объединились в 3 группы. 1-я включает климатипы, места происхождения семян которых находятся в условиях средней и южной тайги, за исключением Заудинского климатипа (лесостепная зона); 2-я — климатипы из лесостепной, степной зоны и северной тайги; 3-я группа включает климатип из зоны лесотундры — Печенгский.

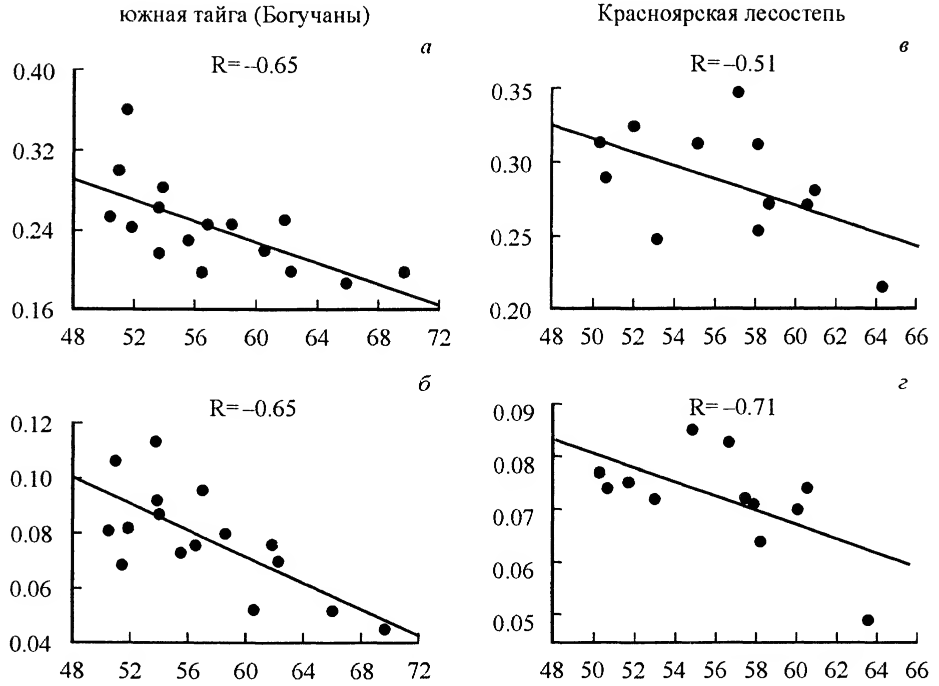


Рис. 5. Тенденции коэффициента чувствительности характеристик поздней древесины в зависимости от широты места происхождения семян сосны.

По оси абсцисс — широта места происхождения семян, град; по оси ординат графиков — *а* и *в* — чувствительность ширины поздней древесины, индексы; по оси ординат графиков — *б* и *г* — чувствительность плотности поздней древесины, индексы.

Климатипы в географических культурах лесостепи также объединились в 3 группы (рис. 4). 1-я включает климатипы, места происхождения семян которых расположены в условиях южной тайги и лесостепи; 2-я — северный климатип из условий средней тайги и наиболее южный климатип из условий горной тайги; 3-я группа включает самый северный климатип из зоны северной тайги (Сангарский). Выявленное разделение на группы подтверждается более ранними исследованиями роста в высоту деревьев этих климатипов (Ирошников, 1977; Кузьмина, 1999). При этом климатипы третьих групп имеют наибольшие отличия от остальных климатипов, о чем свидетельствуют относительные расстояния между климатипами.

Были выявлены некоторые различия в климатических функциях отклика у климатипов в южной тайге (рис. 5). Увеличение температуры апреля благоприятствует увеличению продукции клеток и доли поздней древесины у климатипов из условий средней и южной тайги (кластер 1). Теплая весна ускоряет рост южных климатипов (кластер 2). Реакция северных климатипов оказывается не столь выраженной, а общая продукция клеток не увеличивается. При формировании ширины поздней древесины все климатипы проявляют сходную климатическую реакцию. Увеличение осадков июля ускоряет рост климатипов из условий слабого увлажнения (кластер 2) — степных и лесостепных. Наиболее северный климатип отличается слабой реакцией структуры годичных колец на изменение температуры или осадков по сравнению с остальными климатипами.

Анализ климатических функций отклика у климатипов в лесостепи показал, что повышение температуры апреля положительно сказывается на приросте у всех климатипов (рис. 6). Увеличение осадков июля формирует позднюю зону годичного кольца с крупными клетками, тем самым увеличивая долю поздней древесины у климатипов из условий средней и горной тайги (кластер 2). На максимальную плотность положитель-

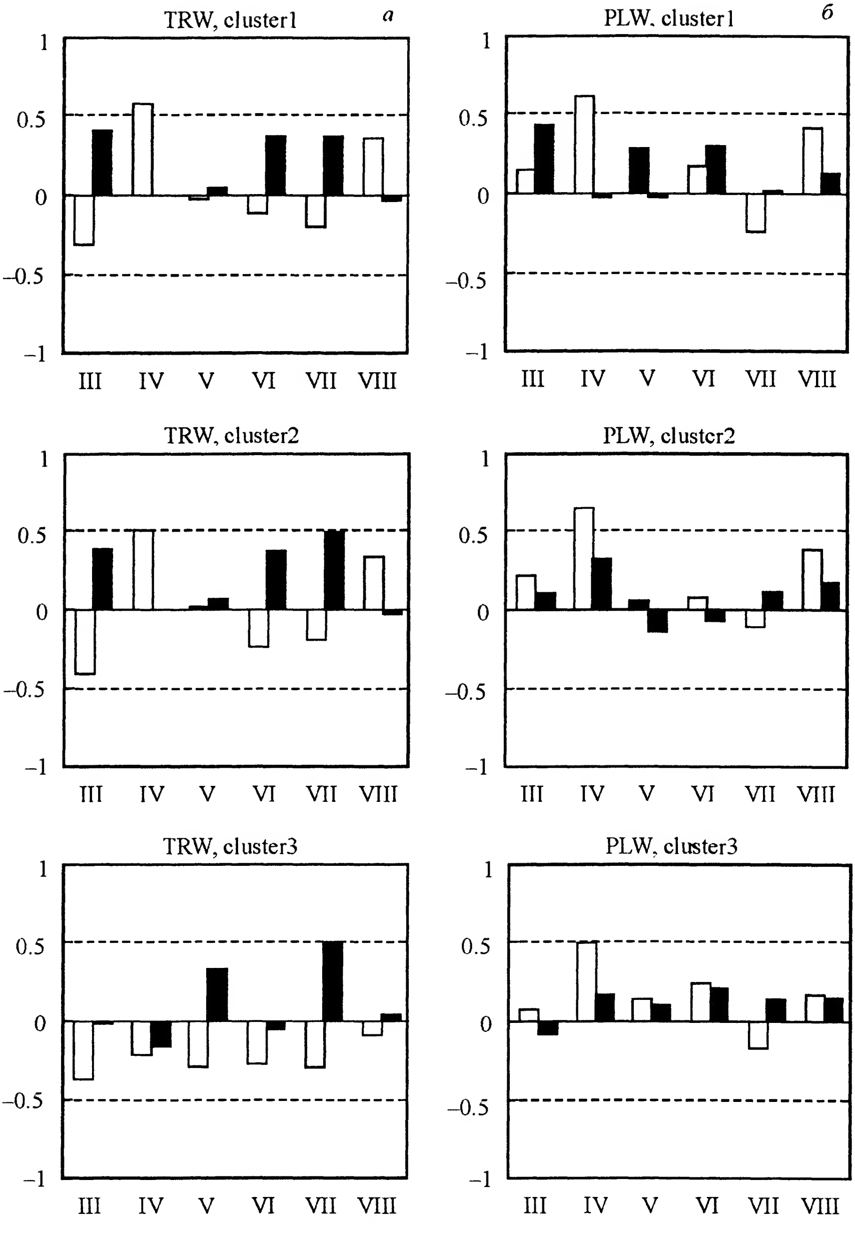


Рис. 6. Коэффициенты корреляции ширины годичного кольца (TRW), доли поздней древесины (PLW), максимальной плотности (MAX) и минимальной плотности (MIN) с температурой (□) и осадками (■) для кластеров климатипов в южной тайге.

По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — коэффициенты корреляции.

ное влияние оказывает температура всех летних месяцев. У самого северного климатипа (Сангарского) максимальная плотность во многом определяется температурой мая. Минимальная плотность отрицательно связана с температурой июня у всех климатипов и с осадками мая у всех климатипов, кроме Сангарского (кластер 1).

Были выявлены различия между климатипами, сопряженные с географическим местом происхождения семян сосны. Так, с увеличением широты места происхожде-

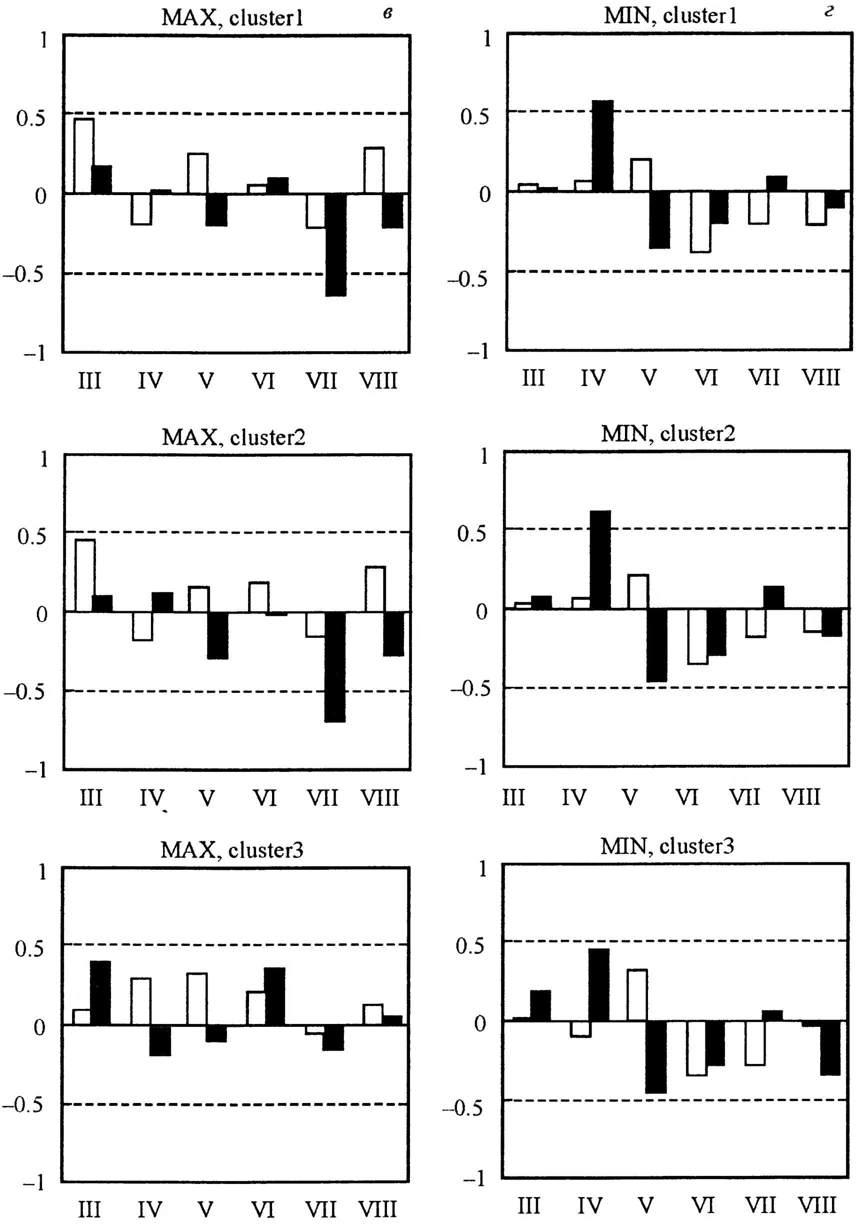


Рис. 6 (*продолжение*).

ния семян отмечаются: уменьшение ширины годичного кольца (коэффициент корреляции $R = -0.53$) и ширины ранней древесины ($R = -0.53$) и увеличение доли поздней древесины ($R = 0.79$) у климатипов в южной тайге; уменьшение погодной изменчивости доли поздней древесины у климатипов в южной тайге ($R = -0.54$) и в лесостепи ($R = -0.69$); увеличение индивидуальной изменчивости всех измеренных характеристик у климатипов в лесостепи ($0.39 > R > 0.75$).

Также выявлены четкие различия между климатипами, связанные с формированием поздней древесины. Отмечено уменьшение чувствительности всех показателей поздней древесины (ширины, доли и плотности поздней древесины и максимальной

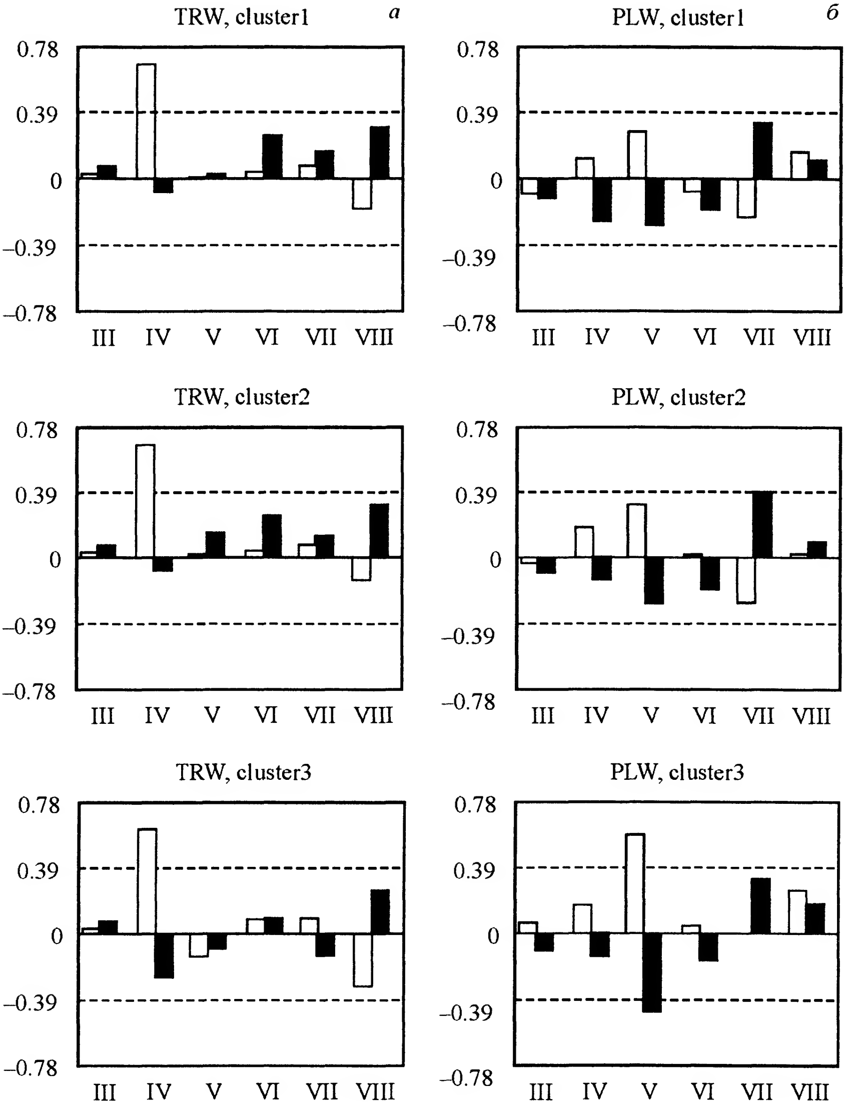


Рис. 7. Коэффициенты корреляции ширины годичного кольца (TRW), доли поздней древесины (PLW), максимальной плотности (MAX) и минимальной плотности (MIN) с температурой (□) и осадками (■) для кластеров климатипов в лесостепи.

По оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — коэффициенты корреляции.

плотности) к погодным изменениям у северных климатипов в южной тайге (–0.65 > коэффициент корреляции R > –0.74) и в лесостепи (–0.51 > R > –0.71) (рис. 7). Эти результаты свидетельствуют о сохранении наследственно закрепленной реакции радиального роста климатипов на изменчивость климатических факторов.

Несмотря на выявленные различия между климатипами, коэффициенты корреляции и синхронности показывают высокую согласованность с местными происхождениями (рис. 3). Для климатипов в южной тайге коэффициенты синхронности с местным климатипом составляют не менее 0.7, коэффициенты корреляции колеблются от 0.7 до 0.9. Для климатипов в лесостепи все коэффициенты корреляции являются зна-

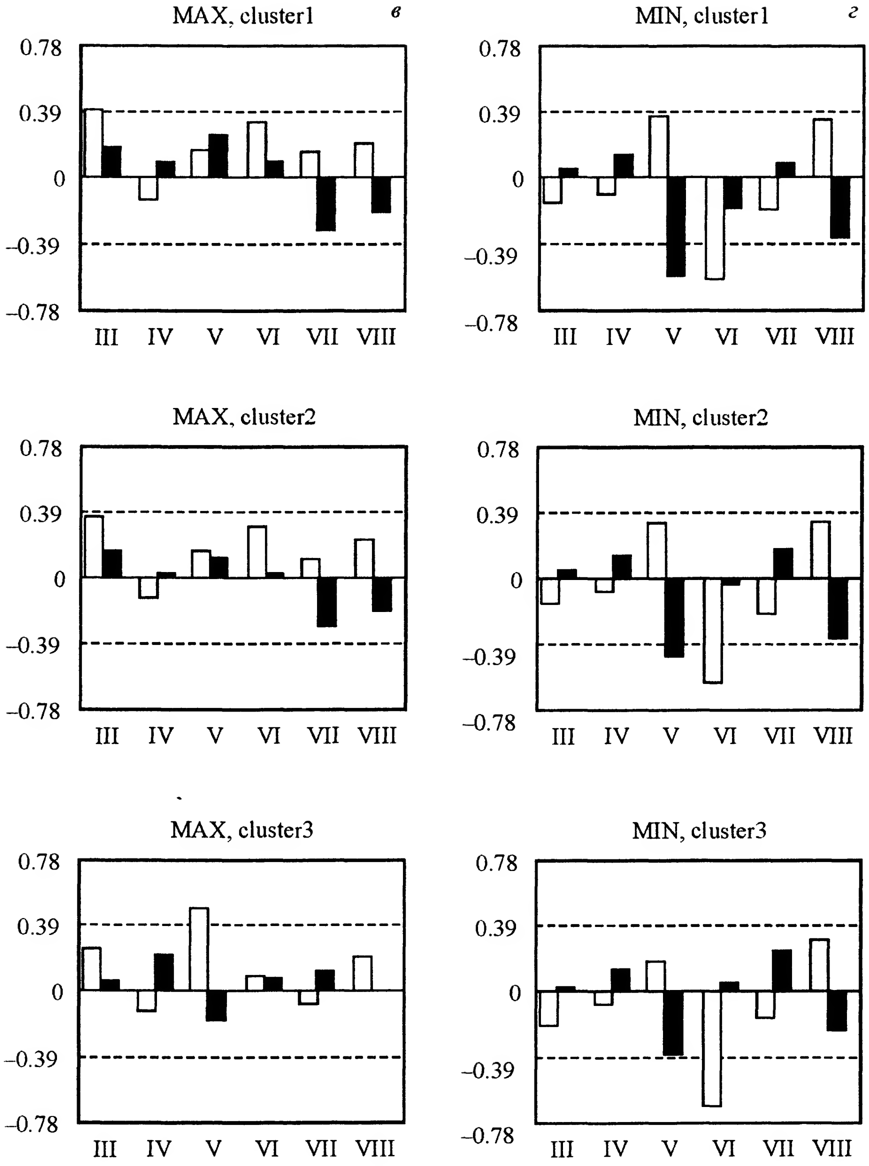


Рис. 7 (*продолжение*).

чимыми при $p < 0.05$ и все коэффициенты синхронности отмечаются как высокие (Шиятов, 1986).

Нормированные евклидовы расстояния в пространстве признаков структуры годичных колец, отделяющие инорайонные климатипы от местного, составляют не выше 0.15 в южной тайге и не выше 0.13 — в лесостепи (рис. 1). Эти данные свидетельствуют о преобладающем влиянии местных погодных условий на формирование годичных колец.

Обсуждение

Обобщая приведенные материалы, можно утверждать, что выявленные различия между климатипами свидетельствуют о сохранении наследственно закрепленной реакции деревьев сосны на климатические факторы, свойственные месту их происхождения.

Выявленные различия в формировании ширины годичных колец, ширины ранней древесины и доли поздней древесины у климатипов сосны в южной тайге объясняются, по-видимому, тем, что на формировании ранней древесины в большей степени сказываются условия развития кроны, осеннего запасания ассимилятов и другие факторы, связанные с географической широтой места происхождения семян. Так, при перенесении северных климатипов в южную тайгу значительно улучшаются погодные условия во второй половине сезона роста, что должно благоприятствовать увеличению процентного содержания поздней древесины. Однако результаты наших исследований показывают, что чувствительность поздней древесины к изменению погодных факторов уменьшается с увеличением широты места происхождения семян сосны. Это связано с тем, что деревья северного происхождения максимально приспособлены к использованию тепла и света в самом начале сезона роста, а его задержка и перенос на более поздние сроки резко подавляют рост и продукцию клеток древесины (Mikola, 1962; Leikola, 1969; Ваганов и др., 1994; Vaganov et al., 1999). Тем не менее южные климатипы имеют более продолжительный период роста (Ваганов, Шашкин, 2000). Поскольку формирование поздней древесины зависит в большей степени от условий второй половины вегетационного периода, то адаптивное использование энергетических ресурсов (тепла и освещенности) первой половины периода северными климатипами и более ранний переход к замедлению роста и покою во второй половине периода снижают, по-видимому, их конкурентоспособность с более южными климатипами, которые лучше адаптированы к использованию энергетических ресурсов во второй половине периода роста. Поэтому у северных климатипов и наблюдается в первую очередь снижение чувствительности к изменениям условий второй половины сезона роста, что фиксируется характеристиками поздней зоны годичных колец.

В контексте глобальных и региональных изменений климата полученные результаты показывают, что северные климатипы сосны будут более консервативны в использовании потепления в целом за летние месяцы. Можно отметить, что аналогичные данные характерны и для другого вида древесных растений, формирующих северную границу леса в Евразии, — лиственницы (Ваганов и др., 1999).

Измеренные нами характеристики структуры годичных колец у климатипов интегрируют сложные процессы формирования древесины, такие как деление клеток, рост их растяжением и синтез веществ вторичной клеточной стенки (Larson, 1994). Выявленные различия между климатипами свидетельствуют о сохранении наследственно закрепленной реакции на климатические изменения при формировании древесины, хотя интегрально по оценкам евклидовых расстояний этот контроль не столь велик (не более 15 % у климатипов в южной тайге и не более 13 % в лесостепи). Преобладающее влияние на изменчивость радиального прироста и структуры годичных колец у климатипов сосны оказывает изменчивость климатических факторов в местах произрастания географических культур. Таким образом, денситометрические показатели и их динамические характеристики, такие как чувствительность, синхронность, стандартное отклонение, климатические функции отклика, могут быть использованы для оценки наследственно закрепленных особенностей реакции у климатипов, тем более что они суммируют внешние климатические изменения в течение длительного периода роста.

По данным анализа структуры годичных колец, для обоих мест произрастания культур можно выделить наиболее перспективные популяции. Согласно Zobel and van Buijtenen (1989), это популяции с низкими показателями изменчивости в пределах отдельного дерева, т. е. деревья, формирующие более однородную древесину. Таким образом, можно выделить популяции, отличающиеся высокими показателями скорости роста и плотности древесины при низких значениях погодной изменчивости у климатипов. Для территории южной тайги — это климатипы из европейской части России и Заудинский климатип (лесостепной), для лесостепи — Олекминский, Богучанский и Пермский климатипы. Основываясь на результатах проведенного анализа, северные источники семян также можно использовать для формирования лесных культур сосны вследствие высоких адаптивных способностей сосны в формировании радиального прироста и структуры годичных колец.

Выводы

1. Северные климатипы сохраняют способность эффективного использования термических и световых условий в основном первой половины сезона роста.
2. Основные факторы, определяющие формирование годичных колец у климатипов в южной тайге и лесостепи, — климатические факторы места произрастания культур.
3. Анализ характеристик структуры годичных колец позволил выделить наиболее перспективные популяции сосны. При этом северные источники семян можно также использовать для формирования лесных культур сосны, поскольку адаптивные возможности сосны, выявленные анализом радиального роста и формирования годичных колец, оказались высоки.

Благодарности

Авторы признательны Н. А. Кузьминой за помощь в сборе и обработке данных. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49423).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С. А., Бухштабер В. М., Енюков И. С., Мешалкин Л. Д. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М., 1989. 608 с.

Ваганов Е. А., Высоцкая Л. Г., Шашкин А. В. Сезонный рост и структура годичных колец лиственницы на северном пределе произрастания // Лесоведение. 1994. № 5. С. 3—15.

Ваганов Е. А., Кирдянов А. В., Силкин П. П. Значение раннелетней температуры и сроков схода снежного покрова для роста деревьев в Субарктической зоне Сибири // Лесоведение. 1999. № 6. С. 3—14.

Ваганов Е. А., Шишкин А. В. Рост и структура годичных колец хвойных. Новосибирск, 2000, 232 с.

Зюбина В. И. Температурный режим воздуха в лесах Красноярской лесостепи и некоторые методические основы его изучения // Средообразующая роль леса. Красноярск, 1974. С. 51—61.

Ирошников А. И. Географические культуры хвойных в южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск, 1977. С. 3—111.

Коротков И. А. Лесорастительное районирование России и республик бывшего СССР // Углерод в экосистемах лесов и болот России. Красноярск, 1964. С. 29—47.

Кузьмина Н. А. Особенности роста географических культур сосны обыкновенной в Приангарье // Лесоведение. 1999. № 4. С. 23—29.

Обновленский В. М. Климатипы сосны обыкновенной и районирование перебросок ее семян для облесительных работ // Сб. ст. по лесоразведению. М.; Л., 1950. С. 4—22.

Оценки экологических и социально-экономических последствий изменения климата: Докл. раб. группы II МГЭИК. СПб., 1992. 250 с.

Шиятов С. Г. Дендрохронология верхней границы леса на Урале. М., 1986. 136 с.

Barnett J. R. (ed.) Xylem cell development. Tunbridge Wells, Kent, 1981. 307 p.

Cook E. R., Briffa K. R., Shiyatov S. G., Mazepa V. S. Tree-ring standardization and growth-trend estimation // Methods of Dendrochronology. Application in the Environmental Sciences / Ed. by E. R. Cook, L. A. Kairiukstis. Dodrecht, Netherlands, 1990. P. 104—123.

Davis M. B. Lags in vegetation response to global warming // Climatic Changes. 1989. Vol. 15. P. 75—82.

Eschbach W., Nogler P., Schär E., Schweingruber F. H. Technical advances in the Radiodensitometrical determination of wood density // Dendrochronologia. 1995. N 13. P. 155—168.

Fritts H. C. Tree-rings and climate. London, New York, San Francisco, 1976. 576 p.

Larson P. R. The vascular cambium. Development and structure. Berlin, 1994. 725 p.

Leikola M. The influence of environmental factors on the diameter growth of young trees // Acta. For. Fenn. 1969. Vol. 92. P. 1—4.

Matyas C., *Yeatman C. W.* Effect of geographical transfer on growth and survival of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) populations // Silvae Genetica. 1992. N 43 (6). P. 370—376.

Mikola P. Temperature and tree growth near the northern timberline // Tree Growth / Ed. by T. T. Kozlowski. New York, 1962. P. 265—287.

Savidge R. A. Xylogenesis, genetic and environm ental regulation // JAWA J., 1996. Vol. 17. N 3. P. 269—310.

Schweingruber F. H. Tree rings: Basics and applications of dendrochronology. Dortrecht, 1988. 276 p.

Shutyaev A. M., *Giertych M.* Height growth variation in a comprehensive Eurasian provenance experiment of pine-tree (*Pinus sylvestris* L.) // Silvae Genetica. 1998. Vol. 46 (6). P. 332—349.

Tchebakova N. M., *Monserud R. A.*, *Leemans R.*, *Nazimova D. I.* Possible vegetation shifts in Siberia under climatic changes // The Impact of Climatic Changes on Ecosystems and Species: Terresrial Ecosystems / Ed. by J. Pernetta, R. Leemans, D. Elder, S. Humphrey. Dordrecht, 1995. P. 67—82.

Vaganov E. A., *Hughes M. K.*, *Kirdyanov A. V.*, *Schweingruber F. H.*, *Silkin P. P.* Influence of snowfall and melt smelting on tree growth in subarctic Eurasia // Nature. 1999. Vol. 400. July. P. 149—151.

Zobel B. J., *Buijtenen J. P.*, *van.* Wood Variation: its Causes and Control. Berlin, 1989. 363 p.

SUMMARY

Cores from 16 pine provenances planted in the southern taiga and 12 pine provenances planted in forest-steppe were measured densitometrically. The age of the provenances was 23 years and 33 years respectively. The differences in the response of the provenances were revealed showing existence of the genetically fixed peculiarities of tree-ring characteristics specified to their geographical origin. The tree-ring width and the earlywood wildth increase, while the latewood percentage decreases with an increase in the latitude of seed origin of the provenances planted in the southern taiga. The sensitivity to weather changes of all latewood characteristics decreases with an increase in the latitude of seed origin for both plantations showing that the northern provenances retain their ability to utilize heat and light of the first half of a growing season effectively. We revealed the general climatic factors which influenced tree-ring formation of the provenances planted in the southern taiga and the forest-steppe. Cluster analysis represented by independed tree-ring characteristics differentiated the provenances into three groups within both plantations. The coefficients of correlation and synchronicity, and Euclidean distances of the provenances from the local provenance showed that the provenances differ from the local one by no more than 13 % and 15 % respectively. Statistical analysis revealed that the general factors controlling tree-ring formation in the provenances planted in the southern taiga and the forest steppe of Central Siberia are climatic factors of the test site localities.

УДК 581.526.422.3 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Н. С. Ликсакова

ДУБРАВЫ ПОЙМЫ РЕКИ ВОЛХОВ

N. S. LIKSAKOVA. THE OAK FORESTS OF THE VOLKHOV RIVER FLOOD-PLAIN

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 30.01.2003

Дана подробная характеристика дубрав, расположенных на грядах в расширенной части поймы р. Волхов. Это наиболее северная точка распространения пойменных дубрав на северо-западе России. Выделено 7 ассоциаций, 3 из которых являются характерными для пойменных гряд — дубняки костянично-ландышевый, сероватовейниковый и дернистоосоковый. Сходные ассоциации выделялись многими авторами в пойменных дубравах северо-запада России и прилегающих территорий. Везде пойменные дубравы занимают сходные участки рельефа — гряды, образование которых является закономерным в расширенных участках пойм. Дубравы, расположенные между притоками р. Волхов — реками Оскуей и Пчевжей, являются малонарушенными и заслуживают охраны.

Ключевые слова: дубовые леса, северо-запад России, р. Волхов, пойменная растительность.

На северо-западе России дубравы находятся на пределе своего распространения. Водораздельные дубравы располагаются на звонцах,[1] широко распространенных на юго-востоке Псковской обл., а также встречающихся в Новгородской обл., до ее северо-востока в Любытинском р-не. На востоке Новгородской обл. они встречаются также по южным склонам Валдайской возвышенности (Цинзерлинг, 1932). Пойменные дубравы заходят несколько дальше на север и располагаются в поймах рек Луга и Волхов.

В пойме р. Волхов наибольшего распространения дубравы достигают в ее расширенной части, бывшей когда-то дном послеледникового озера (Соколов, 1926). Поверхность поймы представляет собой заболоченную низину высотой 17—20 м над ур. м., среди которой выделяются мелкие озера и узкие длинные невысокие гряды, имеющие озерно-речное происхождение. Они преимущественно являются древнедельтовыми островами и древними прирусловыми валами, имеют высоту 20—26 м над ур. м., ширину 10—60 м и протяженность до нескольких километров. Наиболее характерным типом растительности для этих гряд и являются дубравы.

Впервые подробные исследования растительности проводились здесь в 1920-х годах (Алабышев, 1925; Овчинников, 1926; Степанов, 1926). Дубравы Волховской поймы приводятся в статье В. И. Василевича и Т. В. Бибиковой (2001). Наши материалы были собраны в различных участках широкой поймы р. Волхов в период с 1999 по 2002 г. и составляют 43 геоботанических описания, выполненных на пробных площадях размером 20 × 20 м или в границах фитоценозов, а также ряд маршрутных наблюдений. Большинство собранных материалов можно отнести к перечисленным ниже первым 3 ассоциациям, остальные ассоциации играют сравнительно незначительную роль, в них выполнено по 1—3 описаниям и в таблице они не приводятся.

1. **Дубняк костянично-ландышевый.** Это наиболее распространенная в Волховской пойме ассоциация. Принадлежащие к ней сообщества располагаются в верхних частях пойменных гряд. В древесном ярусе преобладает дуб, местами примешиваются береза и осина. Высота дуба в центральной части гряд 15—20 м, диаметр стволов 40—50 см, сомкнутость древостоя 0.5—0.8. Ближе к краям гряд часто располагаются более молодые дубы. Подрост дуба, как правило, обильный, местами разновозрастный, местами образует одновозрастный сомкнутый полог 0.5—3 м выс. с покрытием до 60 %. В подлеске наиболее постоянны и обильны *Rosa majalis*,[2] *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, реже встречаются *Padus avium*, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*, *Ribes nigrum*. В травостое чаще всего доминирует *Convallaria majalis*, изредка *Rubus saxatilis*; наиболее часто встречаются *Calamagrostis canescens*, *Carex cespitosa*, *Galium palustre*, *G. physocarpum*, *Lysimachia vulgaris*, *Maianthemum bifolium*, реже — *Poa nemoralis*, *Athyrium filix-femina*, *Symphytum officinale*, *Hieracium pervagum*, *Scutellaria hastifolia*, иногда заходят виды более влажных местообитаний. На более открытых, часто нарушенных местах, изредка обильна *Molinia caerulea*.

В подобных условиях — на грядах и пологих возвышенностях, часто рядом с дубняками — встречаются осинники со сходным подлеском и травяным покровом. Иногда (чаще вдоль берегов рек, где есть пологие возвышенности рядом с прирусловыми грядами — по рекам Оскуя, Пертеченка и др.) дубняки переходят в осинники, постепенно уменьшая участие дуба в древесном ярусе. Практически всегда в таких осинниках присутствует подрост дуба, который при выпадении старых осин активно трогается в рост.

В описаниях Е. С. Степанова (1926), В. В. Алабышева (1926), П. Н. Овчинникова (1926) в тех же районах, часто примерно на тех же участках, на которых выполнены наши описания, отмечено гораздо большее участие костяники — ее обилие сопоставимо с обилием ландыша, а иногда даже превышает его. Сейчас, по нашим данным, ландыш явно доминирует, а костяника встречается как примесь с небольшим обилием.

---

[1] Звонцы — столообразные возвышенности, сложенные озерно-ледниковыми отложениями, преимущественно красно-коричневыми глинами, подстилаемыми мореной. Глины эти на глубине 70—120 см и глубже карбонатны (Природное..., 1978).

[2] Латинские названия сосудистых растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995 г.).

Во многом эта ассоциация сходна с ассоциацией дубняк костяничный (Rubo saxatili — Quercetum), выделенной Василевичем и Бибиковой (2001). Однако у нас преобладают участки с доминированием ландыша. В отличие от указанной ассоциации здесь полностью отсутствует *Pteridium aquilinum.*

Такие же дубравы описаны С. С. Ганешиным (1927) в пойме р. Луга. Для более высоких гряд он приводит дубравы с липой и несколько бо́льшим участием неморальных видов, а ближе к опушке по понижениям при переходе в осоковый луг распространены такие же ландышево-костяничные дубравы, как и по Волхову, как отмечает сам Ганешин.

Во многом подобные ландышевые дубравы приводятся и для Молого-Шекснинского междуречья (Корчагин, Селянинова-Корчагина, 1957). Для более южных пойм также описаны ассоциации дубняков с участием ландыша: дубняк бересклетово-ландышево-злаковый в пойме р. Припяти (Солоневич, 1975), дубрава липовая ландышевая в пойме р. Волги в Горьковской обл. (Полуяхтов, Давидюк, 1973), дубняк ландышево-ежевичный в пойме р. Хопёр (Матвеева, 1963). Все они располагаются по пойменным грядам.

2. Дубняк сероватовейниковый. Располагается по менее высоким грядам, чем дубняк ландышевый, или по склонам более высоких гряд. Древостой чисто дубовый или с примесью осины. Высота дуба 13—17 м, диаметр 40—50 см, сомкнутость 0.7—0.8. Невысокий подрост дуба встречается очень редко и единично, местами обилен подрост осины. Возможно, здесь возобновлению препятствует сомкнутый покров и слой войлока, который образует *Calamagrostis canescens* (Волженцев, 1912; Борисова и др., 2000). В подлеске характерны те же виды, что и в ландышевой дубраве, но в меньшем обилии. В травяном покрове преобладает *Calamagrostis canescens*, обильны также *Convallaria majalis*, *Carex cespitosa*, *Galium physocarpum*, *G. palustre*, *Filipendula ulmaria.* Заходят влаголюбивые виды, такие как *Iris pseudacorus*, *Ptarmica cartilaginea*, *Veronica longifolia.*

3. Дубняк дернистоосоковый. Древостой в основном состоит только из дуба. Часто он более угнетен, чем в сообществах предыдущих ассоциаций, и более разрежен — средняя сомкнутость 0.5. Подрост дуба местами редкий, местами обильный, одновозрастный или разновозрастный. Подлесок разреженный, состоит из *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus.* Доминирует в травяном покрове *Carex cespitosa*, часто обильны также *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis canescens*, *Filipendula ulmaria*, встречаются *Lysimachia vulgaris*, *Scutellaria galericulata*, *Veronica longifolia*. Располагаются участки с доминированием осоки дернистой по понижениям и склонам гряд, часто на более пониженных местах, чем сероватовейниковые дубняки.

Сходные ассоциации выделены в Молого-Шекснинском междуречье (Корчагин, Селянинова-Корчагина, 1957) — дубняки таволгово-вейниковый и вейниково-осоковый.

Для 3 описанных ассоциаций характерен во многом сходный флористический состав, различаются они в основном соотношением видов травяного яруса и, отчасти, структурой. Основные доминанты травяного яруса — *Convallaria majalis*, *Rubus saxatilis*, *Calamagrostis canescens*, *Carex cespitosa*, встречаются совместно почти во всех описаниях, располагаясь по разным элементам микрорельефа.

4. Дубняк олуговелый. Встречается в условиях, сходных с условиями произрастания ландышевых дубрав. Характеризуется присутствием луговых видов, которые в совокупности преобладают по обилию над другими. Древостой часто разреженный, с сомкнутостью 0.3, или густой, с сомкнутостью 0.8. Подлесок сильно разреженный, в нем единично присутствуют *Malus sylvestris*, *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus.* Подроста дуба нет. В травостое доминируют *Agrostis alba*, *Melampyrum nemorosum*, обильны также *Lysimachia nummularia*, *Achillea millefolium*, *Ranunculus acris*, *Poa pratensis*, *Trifolium pratense*, *Veronica chamaedrys*, *Deschampsia cespitosa*, *Melampyrum pratense* и др.

Для поймы р. Припять И. А. Солоневич (1975) отмечает дубняк со сходным набором видов (*Agrostis alba*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *Veronica chamaedrys* и др.), характеризуя его как дигрессионную форму дубняка бересклетово-ландышево-злакового (с обилием *Molinia caerulea*, *Deschampsia cespitosa* и доминированием ландыша), имеющего довольно большое сходство с нашим дубняком ландышевым.

На звонцах Василевичем и Бибиковой (2001) выделена ассоциация дубняк олуговелый, но она является производной снытевой ассоциации и характеризуется другими видами. Сходство ее с нашей ассоциацией выражается только в однотипном воздействии выпаса скота, изменяющего состав травостоя в сторону большего участия луговых видов.

5. Дубняк щучковый. Встречается там же, где и дубняк олуговелый, и также подвергается выпасу. Сомкнутость древостоя 0.3. Отмечаются единично *Rosa majalis* в подлеске и подрост дуба. В травостое доминирует *Deschampsia cespitosa*, встречаются *Glechoma hederacea*, *Alopecurus pratensis*, *Ranunculus acris*, *Lysimachia nummularia*, *Filipendula ulmaria*, *Geranium palustre*, *Symphytum officinale*, *Cnidium dubium*, *Iris sibirica* и др.

6. Дубняк будровый. Располагается часто рядом с сообществами олуговелого дубняка, по-видимому там, где нарушения меньше или происходит восстановление после выпаса, а также на более влажных местообитаниях. Сомкнутость дуба 0.5—0.7, местами присутствует редкий подрост. В разреженном подлеске — *Rosa majalis*. В травостое преобладает *Glechoma hederacea*, встречаются также *Ptarmica cartilaginea*, *Galium physocarpum*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Cnidium dubium*, *Lysimachia nummularia*, *Scutellaria hastifolia*, *Taraxacum officinale*, *Ranunculus repens*, *Alopecurus pratensis*, *Plantago major*, *Ranunculus acris*, *Phleum pratense* и др.

7. Дубняк луговохвощевый описан на склоне коренного берега р. Волхов. Сомкнутость дуба 0.7, в подлеске присутствуют *Alnus incana*, *Padus avium*, *Salix pentandra*. В подросте — единично дуб и ильм (*Ulmus glabra*). Подлесок негустой, состоит из *Rosa majalis*, *Viburnum opulus*, *Frangula alnus*. В травостое доминирует *Equisetum pratense*, присутствуют наиболее обычные виды ландышевой дубравы, а также практически не заходящие в пойму *Aegopodium podagraria*, *Milium effusum*. Эта ассоциация по флористическому составу травяного яруса ближе к располагающимся рядом вязовникам, характерным для коренного берегов р. Волхов и берегам его притоков.

Как отмечают многие авторы (Денисов, 1966, и др.), дубравы в поймах, как правило, хорошо возобновляются семенным путем. Волховские дубравы не являются исключением. При отсутствии выпаса или плотного покрова злаков и их ветоши (как в сероватовейниковом дубняке) возобновление дуба более или менее активное. В литературе для пойменных дубняков часто отмечают (Юркевич, 1951; Солоневич, 1975) наличие густого молодого подроста, который после достижения 10-летнего возраста в большинстве своем отмирает из-за недостатка освещения, и только при наличии просвета в древесном пологе он продолжает расти. Но, поскольку гряды в Волховской пойме довольно узкие, такой четкой ступени здесь не наблюдается. Часто молодые дубки разного возраста располагаются по краям гряд или в окнах.

По-видимому, дубравы являются типичной формой растительности для подобного рельефа на Северо-Западе, а также на прилегающих территориях. Практически по всем грядам в широкой пойме р. Волхов можно встретить взрослые дубравы или подрост дуба во вторичных лесах, или виды, свойственные дубравам, в луговых травостоях. А между грядами располагаются осоковые луга или заболоченные леса — березняки и черноольшанники. Сходная картина описана для Молого-Шекснинского междуречья (Корчагин, Селянинова-Корчагина, 1957), где по грядам также располагаются дубняки, а между гряд — заболоченные черноольховые леса. В пойме р. Луга дубравы, описанные Ганешиным, также располагались на пойменных грядах, как и в других случаях, приводимых в литературе. Как правило, гряды возникают в расширенных участках пойм вследствие образования многочисленных протоков и островов во время разлива рек и при образовании дельт их притоками. Чаще всего это происходит по обширным понижениям рельефа. Северная граница распространения пойменных дубрав, по-видимому, приурочена к послеледниковым озерам; по крайней мере, к ним

Ассоциации дубовых лесов широкой поймы р. Волхов

Виды	Ассоциации		
	дубняк костянично-ландышевый	дубняк серовато-вейниковый	дубняк дернисто-осоковый
Число описаний	24	5	4
Сомкнутость крон	0.7	0.7	0.5
Древостой			
Quercus robur	V 0.9	V 0.9	V 1
Populus tremula	II 0.1	II 0.1	I
Betula alba	I	I	I
Alnus glutinosa	I		I
A. incana	I		
Ulmus glabra	I		
Подрост			
Betula alba	III 3	II 1	I 1
Quercus robur	III 3		II 11
Populus tremula	II 5	I 4	
Ulmus glabra	I	I 4	I
U. laevis	I		
Alnus incana	I		
Подлесок			
Rosa majalis	IV 3	V 2	III 6
Frangula alnus	IV 8	IV 2	II
Viburnum opulus	III 1	III 1	II 4
Padus avium	II	I	
Ribes nigrum	II	I	II
Sorbus aucuparia	II 1	I	
Rubus idaeus	I 1	I 1	
Salix cinerea	I	I	
S. caprea	I		
Возобновление			
Quercus robur	II	IV	I
Populus tremula	I	I 1	
Betula alba			I
Травяно-кустарничковый ярус			
Convallaria majalis	V 30	III 4	II 9
Calamagrostis canescens	IV 5	V 22	III 9
Carex cespitosa	III 2	IV 2	V 29
Filipendula ulmaria	III 2	IV	V 8
Galium palustre	III	IV 1	II 5
G. physocarpum	IV 1	IV 1	III 1
Iris pseudacorus	II	II	II
Lysimachia vulgaris	IV 1	II	V
Veronica longifolia	II	II	II
Cnidium dubium	II	II	I
Ptarmica cartilaginea	II	II	I
Symphytum officinale	II	II	I
Glechoma hederacea	I	I	I 1
Scutellaria hastifolia	I	I	I
Mentha arvensis	I	II 1	II 1
Rubus saxatilis	V 9	III 3	III 8
Hieracium pervagum	III	I	
Deschampsia cespitosa	II		
Athyrium filix-femina	II 2	I 1	
Carex pallescens	II	I	

Виды	Ассоциации		
	дубняк костянично-ландышевый	дубняк сероватовейниковый	дубняк дернистоосоковый
Dryopteris carthusiana	II	I	
Equisetum sylvaticum	II	I	
Maianthemum bifolium	II 1	I	
Paris quadrifolia	II	I	
Chamaenerion angustifolium	II	I	
Trifolium medium	II	I 1	I
Poa nemoralis	II	II 1	
Potentilla erecta	II	II	
Thalictrum flavum	I	II	I
Lysimachia nummularia	I	II	I
Agrostis alba	I	II	I
Valeriana officinalis	I	II	I
Vicia cracca	I	III	II
Scutellaria galericulata	I	I	III
Phragmites australis	I		II 5
Achillea millefolium		I	
Angelica sylvestris	I	I	
Botrychium multifidum		I	
Calamagrostis arundinacea	I	I	
C. epigeios	I	I	
Carex diandra	I		
C. elongata	I		I
C. juncella	I		
C. vulpina			I
Chaerophyllum aromaticum	I	I	
Cirsium arvense	I		
C. setosum	I		I
Coronaria flos-cuculi	I	I	
Elytrigia repens		I	
Epilobium palustre	I	I	
Equisetum pratense	I		
Festuca gigantea	I		
Galeobdolon luteum	I	I	
Galeopsis bifida	I		I
Galium mollugo			II
G. uliginosum	I		
Geranium palustre	I		I
Geum urbanum		I	
Gymnocarpium dryopteris	I 1	I	
Humulus lupulus	I		
Hypericum maculatum	I	I	
Impatiens noli-tangere	I	I	II
Inula salicina	I		
Lactuca sibirica	I		
Lathyrus palustris			I
Lycopus europaeus	I		I
Melampyrum cristatum		I	
M. nemorosum	I		
M. pratense	I	I	
Moehringia lateriflora		I	
M. trinervia	I	I	
Molinia caerulea	II 1	I	I
Myosotis cespitosa	I		
Peucedanum palustre	II		I
Plantago uliginosa		I	

Продолжение таблицы

Виды	Ассоциации		
	дубняк костянично-ландышевый	дубняк серовато-вейниковый	дубняк дернисто-осоковый
Poa palustris	I		
Ranunculus acris	I		I
R. fallax	I	I	
R. repens	I	I	
Scrophularia nodosa	I	I 1	I
Senecio tataricus	I		
Solanum dulcamara			I
Stachys sylvatica	I		
S. wolgensis	I	I 1	I 1
Stellaria media		I	
Tanacetum vulgare	I	I	I
Taraxacum officinale	I	I	
Thalictrum simplex	I		
Thelypteris palustris	I		
Trifolium hybridum		I	
Trollius europaeus	I		I
Urtica dioica	I 1		II 5
Veronica chamaedrys	I		
Vicia sepium	I		
V. sylvatica	I		
Viola canina	I	I	

Примечание. Римские цифры — классы постоянства видов, арабские — проективное покрытие, %.

приурочены дубравы по рекам Луга, Волхов и Молого-Шекснинскому междуречью (Соколов, 1926; Корчагин, Селянинова-Корчагина, 1957; Геоморфология..., 1969).

Дубравы Волховской поймы являются, вероятно, самыми северными и бедными на территории России. Южнее в поймах появляются дубняки с липой и с участием небольшого числа неморальных видов в травяном покрове, выносящих временное затопление, таких как *Aegopodium podagraria* и *Lathyrus vernus* (Ганешин, 1927; Корчагин, Селянинова-Корчагина, 1957). Еще южнее в дубняках появляются лещина, бересклет, ясень и другие виды широколиственных лесов. Увеличивается к югу и разнообразие пойменных дубравных ассоциаций, они занимают более широкий диапазон местообитаний. Так, в пойме р. Припять Солоневич (1975) по более сухим местообитаниям выделяет ассоциацию дубняк лещиново-злаковый, а по пониженным переувлажненным местам — дубняк ольховый пойменный, для которого свойственны виды, в Волховской пойме характерные для березовых и черноольховных топей (*Stachys palustris*, *Lycopus europaeus*, *Phalaroides arundinacea*, *Thelypteris palustris*). Дубняк бересклетово-ландышево-злаковый занимает промежуточное положение. Здесь же отмечается, что с уменьшением срока поемности усложняется структура фитоценозов.

Бедность видового состава дубрав в пойме р. Волхов, по-видимому, также объясняется высокой поемностью территории. Для поймы р. Луга и Молого-Шекснинского междуречья приводятся дубравы с участием липы и присутствием в травостое *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Melica nutans*, *Milium effusum* и др. У нас некоторые из этих видов встречаются только по коренному берегу, а липа в пойму р. Волхов вообще не заходит. Вероятно, это связано с ее меньшей поймостойкостью, которую отмечал для липы А. К. Денисов (1966). Из неморальных видов в пойме р. Волхов кроме ландыша встречаются только *Glechoma hederacea* (не везде) и *Poa nemoralis*. По более высоким грядам и прирусловым валам притоков р. Волхов (рек Оскуя, Пертеченка, Любунька) встречены виды, практически не свойственные более низкой пойме — *Calamagrostis arundinacea*, *Galeobdolon luteum*, *Moehringia trinervia*. Лещина отмечена на одной из флювиогляциальных гряд — Хомутовой горе, более высокой, чем озерно-речные гряды, и практически не заливаемой в половодье.

Таким образом, крайнее северное положение и длительное заливание поемными водами обусловили флористическую бедность дубрав в пойме р. Волхов. С другой стороны, дубравы — довольно древние и уникальные растительные сообщества. После исчезновения Валдайского оледенения продвижение дуба на север шло по поймам рек, поэтому пойменные дубравы являются более ранней формацией (Денисов, 1966). Об их древности свидетельствуют также находки дуба в торфе в окрестностях пос. Грузино, где теперь располагаются обширные осоковые луга (Соколов, 1926). Несмотря на давность заселения и интенсивность использования территории человеком, дубравы до сих пор на ней сохраняются и устойчиво возобновляются. После вырубки они могут сменяться осиной, но уже под ее пологом часто обилен подрост дуба, который при выпадении осины активно трогается в рост.

Наибольшая сохранность, более сложная структура древостоя и подлеска и естественный видовой состав травяного яруса свойственны дубравам, расположенным на грядах между реками Пчевжей и Оскуей вокруг пойменных озер. По-видимому, сильная заболоченность окружающей территории способствует их труднодоступности, благодаря чему здесь они, по крайней мере в последнем столетии, практически не подвергались нарушениям со стороны человека. Древность описанных сообществ, расположение их у границы ареала, относительно малая нарушенность, а также устойчивость делают их интересными для дальнейшего изучения и охраны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алабышев В. В. Очерк растительности правого берега р. Волхов от дер. Слутки до р. Пчевжи // Матер. по исследованию р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 125—303.

Борисова О. В., Уланова Н. Г., Демидова А. Н. Формирование растительности сплошных вырубок Крестецкого района Новгородской области // Исследования на охраняемых природных территориях северо-запада России. Новгород, 2000. С. 223—229.

Василевич В. И., Бибикова Т. В. Широколиственные леса северо-запада Европейской России. 1. Типы дубовых лесов // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 7. С. 88—101.

Волженцев А. Естественное возобновление дубовых насаждений в Углянском лесничестве Воронежской губернии // Изв. императорского лесн. ин-та. СПб., 1912. Вып. 22. С. 243—300.

Ганешин С. С. О реликтовом характере лесов некоторых естественно-исторических районов Лужского уезда Ленинградской губернии // Юбил. сб., посвящ. И. Л. Бородину. Л., 1927. С. 348—401.

Геоморфология и четвертичные отложения северо-запада европейской части СССР. Л., 1969. 256 с.

Денисов А. К. Дубовые леса севера: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Красноярск, 1966. 48 с.

Корчагин А. А., Селянинова-Корчагина М. В. Леса Молого-Шекснинского междуречья // Тр. Дарвин. зап. 1957. Вып. 4. С. 291—402.

Матвеева А. А. Типы леса поймы р. Хопёр в пределах Теллермановского лесного массива // Биогеоценотические исследования в дубравах лесостепной зоны. М., 1963.

Овчинников П. Н. Очерк растительности поймы р. Волхов от дер. Завижи до с. Пчевы // Матер. по исследов. р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 305—552.

Полуяхтов К. К., Давидюк Л. К. Пойменные дубравы Затонского лесничества Борского лесхоза Горьковской области // Уч. зап. Горьков. ун-та, 1973. Вып. 162. С. 49—55.

Природное районирование Новгородской области. Л., 1978. 248 с.

Соколов Н. Н. Геоморфологический очерк района р. Волхов и оз. Ильменя // Матер. по исследов. р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 7.

Солоневич И. А. Пойменные дубравы Припятского заповедника // Ботаника (исслед.). 1975. Вып. 17. С. 40—57.

Степанов Е. С. Очерк растительности поймы правого берега р. Волхов от г. Новгорода до дер. Слутки и левого берега от г. Новгорода до р. Водосьи // Матер. по исследов. р. Волхов и его бассейна. Л., 1926. Вып. 9. С. 1—125.

Цинзерлинг Ю. Д. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР // Тр. Геоморфол. ин-та АН СССР. Сер. физико-геогр. Л., 1932. Вып. 4.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Юркевич И. Д. Дубравы Белорусской ССР и их восстановление. Минск, 1951. 216 с.

SUMMARY

The detailed description of oak forests in the flood-plain of the Volkhov River is given. It is the very northern point of flood-plain oak forests in the North-Western European Russia. Seven plant associations are distinguished, three of them are typical to the flood-plain hills. According to literature data, all of these flood-plain oak forest associations were also located in the hills. In the area between the Oskuya and the Pchevzha rivers (tributaries of the Volkhov), there are the most primeval oak forests in the district. These forests are of interest in the context of research and protection.

УДК 581.526.425

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© В. Ю. Нешатаева,[1] Г. М. Кукуричкин[2]

РЕДКИЕ СООБЩЕСТВА *ALNUS HIRSUTA* (*BETULACEAE*) В БАССЕЙНЕ РЕКИ КИХЧИК (ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА)

V. Yu. NESHATAEVA, G. M. KUKURICHKIN. RARE COMMUNITIES OF *ALNUS HIRSUTA* (*BETULACEAE*) IN THE KIKHCHIK RIVER BASIN (WESTERN KAMCHATKA)

[1] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: val@VN1872.spb.edu
[2] Сургутский государственный университет
628400 Сургут, ул. Энергетиков, 14
E-mail: kuk@surgu.wsnet.ru

Поступила 17.12.2002

Дана геоботаническая характеристика заболоченных лесов из ольхи пушистой, изученных в бассейне р. Кихчик на западном побережье п-ова Камчатка. Описаны 2 редкие ассоциации: ольшаник лизихитоновый (Alnetum hirsutae lysichitosum) и ольховое редколесье разнотравно-осоковое (Subalnetum hirsutae herboso-caricosum), отнесенные к формациям ольшаников из ольхи пушистой (Alneta hirsutae) и ольховых редколесий из ольхи пушистой (Subalneta hirsutae). Охарактеризованы структура, экология и динамика сообществ, даны рекомендации по их охране.

Ключевые слова: ольха пушистая, растительность, ассоциации, редкие и охраняемые сообщества, Камчатка.

Существующие представления о слабой степени нарушенности растительного покрова п-ова Камчатка, к сожалению, в настоящее время уже не соответствуют действительности. Усилившееся за последние годы антропогенное воздействие на растительность привело к существенным изменениям естественного растительного покрова в ряде районов полуострова, особенно в Центральной долине р. Камчатки и на юго-востоке полуострова. В связи с начавшимся активным промышленным освоением Западной Камчатки (строительство газопровода и автодороги) и усилением антропогенного влияния на флору и растительность региона становится особо актуальной задача выделения и описания эталонных фитоценозов для создания системы особо охраняемых природных территорий, а также для изучения процессов и темпов антропогенной трансформации растительного покрова.

Растительность западного побережья Камчатки изучена довольно слабо. Первые сведения о растительности отдельных районов западной Камчатки приведены В. Н. Павловым и П. Н. Чижиковым (Павлов, 1936; Павлов, Чижиков, 1937; Чижиков, 1951) по результатам исследований 1935 г. на юге Большерецкого р-на, а также Л. Н. Тюлиной и Е. Л. Любимовой, проводивших маршрутные исследования от р. Сопочной до р. Большой в 1936 г. (Тюлина, 1936, 2001; Любимова, 1940). Однако до настоящего времени остаются недостаточно изученными особенности структуры и распространения растительных сообществ в районах западных склонов Срединного хребта, предгорной полого-увалистой равнины и Западно-Камчатской низменности.

Природные условия района исследований

Территория района исследований представляет собой холмисто-увалистую предгорную равнину, расположенную между 53° 50′ и 53° 20′ с. ш. и между 156° 45′ и 156° 55′ в. д. На востоке равнина граничит с предгорьями Срединного хребта, на западе переходит в Западно-Камчатскую приморскую низменность. Высота в среднем составляет 200—300 м над ур. м., встречаются отдельные горные останцы высотой 550—700 м над ур. м. Равнинная часть территории сложена мощной толщей осадочных четвертичных отложений, подстилаемых цоколем третичных пород. Четвертичные осадочные породы состоят из морских, речных и водно-ледниковых отложений и прорезаны долинами многочисленных рек и ручьев. Лишь вблизи предгорий Срединного хребта встречаются выходы четвертичных эффузивов (Любимова, 1961; Камчатка..., 1974).

Климат района исследований морской умеренный, с продолжительной (5 мес) малоснежной умеренно-холодной зимой и коротким, довольно прохладным летом. Годовая амплитуда температур воздуха около 20—25 °С, средногодовое количество осадков — более 700 мм. Средняя температура февраля –12—14 °С, высота снежного покрова достигает 60—80 см. Глубина промерзания почвы не превышает 35 см. Средняя температура августа составляет 11—12 °С. Летом часты туманы — до 15—20 дней в мес. Сумма активных температур (выше 10 °С) за вегетационный период составляет 600—800°. Продолжительность безморозного периода — 3—4 мес (Кондратюк, 1974).

В бассейне р. Кихчик наиболее характерными элементами, слагающими растительный покров района, являются высокотравные и разнотравные каменноберезовые леса (*Betula ermanii*) и осоково-сфагновые и кустарничково-осоково-сфагновые болота. По опушкам каменноберезняков, а также на первой и второй надпойменных террасах речных долин распространены разнотравные луга с участием дудника медвежьего (*Angelica ursina*). В поймах рек произрастают чозениевые (*Chosenia arbutifolia*) и ивовые (*Salix udensis*) леса, во влажных понижениях и близ рек и ручьев обычны крупнотравные сообщества с преобладанием шеломайника камчатского (*Filipendula camtschatica*). Вдоль небольших ручьев и по окрайкам болот встречаются ключевые ольшаники из ольхи пушистой, занимающие незначительные площади. На склонах гор на высотах 500—700 м над ур. м. распространены сообщества ольхового (*Alnus kamtschatica*) и кедрового (*Pinus pumila*) стлаников, чередующиеся с участками субальпийских лугов. На высотах около 700 м над ур. м. на вершинах горных массивов отмечены участки горных кустарничково-лишайниковых тундр.

Методы исследований

В августе 2001 г. геоботаническим отрядом Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН проведено изучение флоры и растительности в бассейне р. Кихчик (Западная Камчатка) на ключевом участке, расположенном между реками Левый Кихчик и Покунка, в районе трассы строящегося магистрального газопровода «Кшукское месторождение—Петропавловск-Камчатский». Кроме авторов в полевых исследованиях принимали участие В. В. Якубов (Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН) и И. В. Чернядьева (БИН РАН).

Геоботанические исследования на ключевом участке проводили маршрутными методами с закладкой временных и постоянных пробных площадей. Для привязки точек геоботанических описаний к географической координатной сетке, а также для определения абсолютной высоты местности применяли персональное электронное радионавигационное устройство GPS Garmin II Plus. Геоботанические описания выполняли на пробных площадях (размерами 20 × 20 м), где проводили детальный учет флористического состава фитоценозов по ярусам, пересчет деревьев и кустарников, определяли проективное покрытие каждого вида. Для определения диаметра стволов использовали таксационную вилку, для определения высоты деревьев — высотомер, возраст деревьев определяли с помощью возрастного бура. На некоторых пробных площадях закладывали почвенные разрезы глубиной до 1 м и измеряли мощность подстилки и почвенных горизонтов.

Проведена эколого-фитоценотическая классификация изученных фитоценозов, основанная на принципах С.-Петербургской геоботанической школы. Часть сообществ, учитывая особенности их структуры (малая сомкнутость древесного яруса, комплексность напочвенного покрова), отнесена к заболоченным редколесьям, которые мы понимаем в соответствии с принципами, сформулированными Б. Н. Нориным (1987) и В. А. Демьяновым (1993). Номенклатура синтаксонов дана в соответствии с рекомендациями Проекта Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры (Нешатаев, 2001). Названия видов сосудистых растений приведены по сводке «Сосудистые...» (1985—1996), мохообразных — по М. С. Игнатову и О. М. Афониной (1992), лишайников — по А. Г. Микулину (1990). Проведенные исследования на ключевом участке и сравнение растительного покрова изученного района с другими районами п-ова Камчатка позволили выявить редкие растительные сообщества, нуждающиеся в особой охране.

Теоретические основы охраны растительных сообществ были разработаны Е. М. Лавренко (1971), который указывал на то, что наличие редких видов, особенно в статусе доминантов и содоминантов, является одним из главнейших критериев охраны сообществ. Кроме того, он обосновал необходимость охраны зональных (типичных) растительных сообществ, а также фитоценозов, находящихся на границе ареала. Принципы выделения фитоценозов, подлежащих охране, были разработаны также С. М. Стойко (1983).

Мы принимаем критерии выделения фитоценозов, подлежащих охране, сформулированные В. П. Седельниковым (1996) при создании «Зеленой книги Сибири» (1996). Следуя им, основными мотивами охраны растительного сообщества являются: 1) научная значимость фитоценоза (фитоценоз является эталоном коренной растительности; отражает историю формирования растительного покрова; сокращает свой ареал в силу исторических причин или под воздействием антропогенных факторов, находится на границе ареала, в отрыве от него или имеет ограниченный ареал); 2) сообщество является местообитанием редких видов (эндемичных, реликтовых, внесенных в Красную книгу и т. п.); 3) ресурсная значимость фитоценоза (эталон высокой продуктивности, источник ценного растительного сырья, источник и резерв ценных интродуцентов, резерв для восстановления уничтоженных и трансформированных экосистем). Для заболоченных лесов из ольхи пушистой на западной Камчатке наиболее важными являются критерий научной значимости фитоценоза и критерий наличия в сообществе редких видов. С точки зрения ресурсной значимости эти сообщества нуждаются в специальном изучении.

Результаты и обсуждение

В исследованном районе распространены сообщества ольхи пушистой (*Alnus hirsuta*), занимающие незначительные площади и встречающиеся в виде небольших рощиц по окрайкам болот и вдоль ручьев. Ольшаники представлены 2 ассоциациями, одна из которых относится к формации ольхи пушистой (Alneta hirsutae), а другая — к формации ольховых редколесий (Subalneta hirsutae). Сообщества ольхи пушистой на Западной Камчатке впервые описаны Л. Н. Тюлиной (1936, 2001) под названием «ключевые ольховники». Ею были кратко упомянуты ассоциации вейниковых, крупнотравных и разнотравно-осоковых ольшаников.

Формация **Alneta hirsutae** — ольшаники из ольхи пушистой.

Группа ассоциаций **Alneta hirsutae herbosa** — ольшаники травяные.

Асс. **Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum** — ольшаник вейниково-лизихитоновый (см. таблицу).

Синтаксономия. Ассоциация впервые описана Тюлиной (1936, 2001) под названием «ключевой ольховник с *Lysichiton camtschatcense*», ею приведено одно конкретное описание сообщества ассоциации (Тюлина, 2001).

Экология. Ольшаники с густым травяным покровом из лизихитона (временнокрыльника) камчатского (*Lysichiton camtschatcense*) и вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii*) формируются на делювиальных шлейфах у подножий западных склонов Срединного хребта в долинах подгорных ручьев. Они также встречаются полосами у подножий высоких древних террас и холмов в местах выклинивания грунтовых вод. Почвы — перегнойные на мощном низинном торфянике (мощность торфяной залежи около 1 м). Формирование почв происходит на фоне избыточного проточного увлажнения, обогащения аллювиально-делювиальными отложениями, обильного образования мертвого покрова. Разложившийся листовой опад ольхи и ветошь злаков покрывают почву на 10—15 % (иногда до 50 %). Микрорельеф слабо выражен, иногда наблюдается слабый уклон в сторону ручья. Развиты приствольные повышения.

Фитоценотическая характеристика. Древесный ярус в ольшаниках вейниково-лизихитоновых обычно одновидовой, изредка с примесью каменной березы или ивы удской (*Salix udensis*), довольно сомкнутый (сомкнутость 0.6—1.0), абсолютно разновозрастный. Ольха образует куртины, равномерно распределенные по площади. Общее число куртин ольхи на пробной площади — 7—9 (около 170—230 на 1 га). Изредка встречаются одиночные деревья, вероятно, семенного происхождения. В каждой куртине насчитывается от 3 до 9 (в среднем 5—7) стволов различного возраста и диаметра. Встречаются куртины разного возраста: от молодых многоствольных (средний диаметр стволов 6 см) до старых распадающихся (18 см). Почти во всех куртинах отмечен подрост ольхи высотой до 2 м. Кроме того, в каждой куртине имеются сухостойные деревья диаметром от 2—3 до 20 см. Доля каждой из этих групп (подрост и сухостой) составляет 5—20 % от общего числа стволов в насаждении. Максимальная высота древостоя — 8 м. Максимальный диаметр стволов — 22 см. Максимальный возраст ольхи, установленный по годичным кольцам — 95 лет. По результатам анализа возрастных кернов отмечено, что прирост деревьев по диаметру до возраста 30—45 лет идет очень равномерно, затем снижается.

Кустарниковый ярус из спиреи Бовера (*Spiraea beauverdiana*) разрежен (1—5 %). Высота спиреи — 0.4—1.3 м. Травяно-кустарничковый ярус сомкнут, представлен преимущественно многолетними травами. Общее проективное покрытие — 80—90 %. Преобладает и аспектирует *Lysichiton camtschatcense* (40—80 %), внесенный в список редких растений Камчатской обл. (Редкие..., 1993), обилен вейник *Calamagrostis langsdorffii* (5—25 %). С высокой константностью встречаются *Veratrum oxysepalum*, *Filipendula camtschatica*, *Cirsium kamtschaticum*, *Cacalia kamtschatica*. Высота травостоя — 80—150 см. Иногда выражено несколько подъярусов: 1-й высотой 120—150 см (*Calamagrostis langsdorffii*, *Filipendula camtschatica*, *Veratrum oxysepalum*); 2-й — 40—50 (80) см (*Lysichiton camtschatcense* и папоротники); 3-й — 10—15 см (*Viola epipsiloides*, *Trientalis europaea*, *Maianthemum dilatatum*). В размещении растений отмечена четкая приуроченность ряда видов (*Circaea alpina*, *Impatiens noli-tangere*) к приствольным повышениям. Преимущественно с приствольными повышениями связаны также *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Stellaria fenzlii*, *Trientalis europaea*. Лизихитон достигает максимальных размеров и лучшей жизненности под кронами ольхи. В межкроновых прогалинах развиваются сообщества шеломайника (*Filipendula camtschatica*).

Мохово-лишайниковый ярус образован преимущественно гигрофильными зелеными мхами: *Climacium dendroides*, *Plagiomnium ellipticum*, *Brachythecium oedipodium*, *Plagiothecium denticulatum*, *Calliergon cordifolium* и др. В некоторых сообществах ас-

Геоботаническая характеристика сообществ ольхи пушистой в бассейне р. Кихчик

Ярусы и виды	Ассоциации											
	ольшаник вейниково-лизихитоновый Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum						ольховое редколесье разнотравно-осоковое Subalnetum hirsutae herboso-caricosum					
	Номера описаний											
	1	2	3	4	5	классы константности	6	7	8	9	10	классы константности
Древостой, сомкнутость	0.6	0.7	0.7	0.6	0.6		0.2	0.2	0.1	0.1	0.1	
Alnus hirsuta, ед. состава	10	10	10	8	10	V	10	10	10	10	10	V
Высота (ср./макс.), м	5/6	5/0	7/8	7/8	6/7		3/4	3/4	3/4	3/3	3/4	
Возраст (ср./макс.), лет	55/95	70/—	35/—									
Диаметр (ср./макс.), см	8/16	8/10	12/18	14/22	14/20		4/5	4/5	8/12	5/8	5/7	
Salix udensis, ед. состава				2		I						
Высота (ср./макс.), м				6/7								
Диаметр (ср./макс.), см				12/15								
Betula ermanii, ед. состава				+		I						
Высота, м				12								
Диаметр, см				7								
Подлесок, сомкнутость	0	<0.1	0	<0.1	<0.1		<0.1	0.2	0	<0.1	0.1	
Spiraea beauverdiana		1		<1	<1	IV	1	20		2	10	IV
Травяно-кустарничковый ярус, покрытие, %	90	85	80	90	85		65	85	90	80	80	
Lysichiton camtschatcense	80	70	50	50	40	V	<1			<1		II
Calamagrostis langsdorffii	5	5	25	40	30	V	1			+	+	III
Veratrum oxysepalum	5	5	3	+	+	V		+	+	1		III
Dryopteris expansa	2	1	1	2	3	V	+			+		II
Trientalis europaea	+	+	<1	+	+	V	+	1	<1	1	<1	V
Viola epipsiloides	1	2	15	<1		IV	+	1	3	+	+	V
Maianthemum dilatatum	+	2	1			III	<1	2	<1	10	5	V
Cirsium kamtschaticum		+	1	<1	<1	IV	+		+	+		III
Angelica genuflexa	+		3	1	+	IV	+		1			II
Athyrium filix-femina	+			<1	<1	III	+					I
Trillium camtschatcense	+	+	+	+		IV				+		I

Stellaria fenzlii	+	+		+	+	IV						
Senecio cannabifolius			+	1	1	III			+			I
Circaea alpina				1	+	II						
Impatiens noli-tangere	<1			<1	+	III						
Cacalia kamtschatica	+	2	3			III						
Filipendula camtschatica			5	30	10	III						
Ranunculus repens			+	<1	+	III						
Equisetum arvense	+					I	+		+			II
Sanguisorba tenuifolia			+		<1	II	20	20	25	20	20	V
Rubus arcticus			+			I	<1	3	1	+	<1	V
Coptis trifolia		<1				I		2	<1	1	3	IV
Viola kamtschadalorum				+		I		1	+	+		III
Iris setosa							1	5	1	5	5	V
Calamagrostis neglecta							+	5	<1	<1	<1	V
Oxycoccus palustris							+	5	25	20	20	V
Carex middendorffii							5	20	20	20	10	V
C. rariflora							1	10	10	25	20	V
Parnassia palustris							1	1	1	+		IV
Carex angustior							10	10		+		III
Luzula multiflora								<1	+	+	<1	IV
Viola biflora								1	1	1		III
Solidago spiraeifolia									<1	1	2	III
Chamaedaphne calyculata									1	+	+	III
Cornus suecica									+	10	10	III
Festuca rubra									+	+	+	III
Trisetum sibiricum									1	+	+	III
Geranium erianthum									10	+		II
Lerchenfeldia flexuosa										1	3	II
Мохово-лишайниковый ярус, покрытие, %	40	40	40	10	10		70	40	25	70	75	
Climacium dendroides	5	5	25	5	5	V	1	1	3	5	10	V
Calliergon cordifolium	5	+	+			III	+			+		II
Hepaticae sp.	+			+	+	III			+		5	II
Plagiothecium denticulatum	+	1		1	1	IV					+	I
Brachythecium salebrosum	5		5			II					3	I
Rhytidiadelphus squarrosus		5				I		5	10	40	15	IV
Plagiomnium ellipticum	5	10		+	1	IV						

Продолжение таблицы

Ярусы и виды	Ассоциации											
	ольшаник вейниково-лизихитоновый Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum						ольховое редколесье разнотравно-осоковое Subalnetum hirsutae herboso-caricosum					
	Номера описаний											
	1	2	3	4	5	классы константности	6	7	8	9	10	классы константности
Brachythecium oedipodium	10	5		5	3	IV						
B. reflexum	+	5				II						
Sphagnum squarrosum	+	+				II	1				+	II
Pleuroziopsis ruthenica		10				I						
Sphagnum warnstorfii							30		3	3	7	IV
Helodium blandowii								3		+	+	III
Dicranum majus								1		1	5	III
Aulacomnium palustre									1	1	5	III
Sphagnum girgensohnii									5	+	15	III
S. angustifolium									+	20	15	III
Calliergon stramineum									+	+	1	III
Sphagnum teres							30			+		II
S. centrale							10			+		II
Pleurozium schreberi										3	5	II

Примечание. На пробных площадях также встречены следующие виды (указан номер описания и проективное покрытие): *Glyceria lithuanica*: 3 (<1), 6 (+); *Pedicularis resupinata*: 5 (+), 9 (+); *P. labradorica*: 7 (+). 8 (+); *P. verticillata*: 8 (+), 9(+); *Galium kamtschaticum*: 2 (+); *G. trifidum*: 6 (+); *Urtica platyphylla*: 4 (+); *Viola selkirkii*: 1 (+); *Carex vesicata*: 6 (20); *C. cryptocarpa*: 4 (+); *C. falcata*: 7 (1), 9 (1); *C. nemorensis*: 6 (2); *C. lasiocarpa*: 6 (+); *C. appendiculata*: 6 (+); *C. pauciflora*: 9 (+); *C. traisescana*: 10 (+); *Naumburgia thyrsiflora*: 5 (+), 6 (<1); *Gentianella auriculata*: 8 (+), 9 (+); *Ptarmica macrocephala* 8 (1), 9 (+); *Rumex arctica*: 6 (+), 8 (+); *Equisetum fluviatile*: 6 (+), 8 (<1); *Menyanthes trifoliata*: 6 (1); *Comarum palustre*: 6 (<1); *Cicuta virosa*: 6 (+); *Caltha palustris*: 6 (+); *Andromeda polifolia*: 8 (<1), 9 (+); *Myrica tomentosa*: 6 (<1); *Vaccinium uliginosum*: 8 (+), 9 (1); *Empetrum nigrum*: 8 (+); *Platanthera tipuloides*: 9 (+), 10 (+); *P. convallariifolia*: 8 (+); *Lycopodium dubium*: 7 (+), 10 (+); *Luzula plumosa*: 8 (+), 10 (+); *Juncus filiformis*: 6 (1); *Cypripedium yatabeanum*: 9 (+); *Calamagrostis inexpansa*: 10 (+): *Fritillaria camtschatcensis*: 10 (+); *Pseudobryum cinclidioides*: 1 (+), 6 (+); *Bryhnia novae-angliae*: 1 (+); *Philonotis tomentella*: 3 (+); *Sphagnum riparium*: 6 (1); *Phytidiadelphus subpinnatus*: 6 (1); *Rhizomnium pseudopunctatum*: 6 (+); *Calliergon richardsonii*: 6 (+); *Warnstorfia exannulata*: 6 (+); *Dicranella palustris*: 6(+); *Leptodictyum riparium*: 6 (+); *Polytrichum longisetum*: 7 (2), 10 (+); *Hypnum lindbergii*: 9 (+); *Ptilidium ciliare*: 9 (+); *Ptilium cristacastrensis*: 9 (+); *Hylocomium splendens*: 9 (+); *Tomentypnum nitens*: 9 (5); *Paludella squarrosa*: 9 (+); *Plagiomnium affine*: 3 (5); *Rhizomnium magnifolium*: 3 (5), 9 (+).

социации со значительным покрытием (до 10 %) отмечен редкий вид мхов — *Pleuroziopsis ruthenica*, внесенный в список редких и охраняемых растений Камчатской обл. (Редкие..., 1993).

Динамика. Признаков возможной смены фитоценоза не обнаружено. Самоподдержание сообществ происходит за счет вегетативного возобновления ольхи на месте достигших естественной спелости и отмерших стволов. Очевидно, ольшаники вейниково-лизихитоновые являются эдафическим субклимаксом. После вырубки древесного яруса на месте таких сообществ будут формироваться заросли шеломайника (асс. Filipenduletum camtschaticae).

Географические распространение. Ареал ассоциации определяется ареалами основных ценообразователей — ольхи пушистой, лизихитона камчатского и вейника Лангсдорфа, которые совместно встречаются лишь в ряде районов Дальнего Востока — на Камчатке, Южном Сахалине, Южных Курилах, в Амгунском р-не, на Сихотэ-Алине, в северной Японии и северном Китае (Сосудистые..., 1985—1996). Западнокамчатские местонахождения ассоциации находятся на северной границе ее ареала. Наиболее северный ольшаник с вейником и лизихитоном отмечен Тюлиной (1936) в районе р. Санчик (55° 44′ с. ш.).

Основные дестабилизирующие факторы: воздействие медведя, который выкапывает и поедает корневища лизихитона, местами оставляя значительные нарушения напочвенного покрова, и рекреация, поскольку листья лизихитона очень хрупки и ломаются даже при боковом отгибании. В бассейне р. Кихчик сообщества вейниково-лизихитоновых ольшаников находятся в зоне строительства газопровода и автодороги, подвержены рекреационному и техногенному воздействию. Отмеченные в некоторых сообществах свежие пни свидетельствуют о недавних выборочных рубках.

Мотивы охраны. Сообщества вейниково-лизихитоновых ольшаников отражают историю формирования растительного покрова Камчатки, находятся на северной границе ареала, являются местообитанием редких и охраняемых видов сосудистых растений и мхов и поэтому заслуживают особой охраны. Необходимо сохранение участков сообществ в статусе памятников природы и проведение постоянных наблюдений за состоянием фитоценозов.

Формация **Subalneta hirsutae** — ольховые редколесья из ольхи пушистой.

Группа ассоциаций **Subalneta hirsutae paludiherbosa** — ольховые редколесья гигрофильнотравяные.

Асс. **Subalnetum hirsutae herboso-caricosum** — ольховое редколесье травяно-осоковое (см. таблицу).

Синтаксономия. Ассоциация впервые кратко охарактеризована Тюлиной под названием «заболоченный осоково-разнотравный ольховник» (Тюлина, 1936, 2001), конкретных описаний сообществ ассоциации не приведено.

Экология. Сообщества ассоциации довольно широко распространены на Западном побережье Камчатки, но занимают незначительные площади. Они встречаются на плоских участках у подошв горных склонов, по окрайкам болот и вдоль ручьев и связаны с сильно заторфованными почвами, мощность торфа — 50—70 см. Почва торфянисто-перегнойная на низинном торфянике. Увлажнение грунтовое. Сообщества ассоциации часто граничат с болотами и являются переходными от каменноберезняков высокотравных к осоково-сфагновым переходным болотам.

Фитоценотическая характеристика. Сомкнутость древостоя — 0.2. Ольха встречается порослевыми куртинами по 4—9 стволиков диаметром 4—5 см, высотой 3—4 м. В примеси отмечена ива удская (*Salix udensis*). Подрост ольхи — порослевой, высотой до 2—2.5 м, диаметром 2—3 см. Подлесок разрежен, по приствольным повышениям ольхи единично (покрытие 1 %) присутствуют спирея Бовера (*Spiraea beauverdiana*) и жимолость съедобная (*Lonicera caerulea* subsp. *edulis*). Травяной ярус (покрытие 60—70 %) характеризуется неоднородной горизонтальной структурой — под куртинами ольхи и у приствольных повышений отмечены синузии и группировки с участием *Dryopteris expansa*, *Athyrium filix-femina*, *Thalictrum minus*, *Cirsium camtschaticum*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Glyceria alnasteretum*, *Lysichiton camtschatcense*, *Maianthemum dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Rubus arcticus*. Между группами ольхи на открытых участках преобладают осоки и гигрофильное разнотравье. В первом подъярусе доминируют кровохлебка тонколистная (*Sanguisorba tenuifolia*) — 20 % и осока пузыреватая (*Carex vesicata*) — 20 %, обильны также *Carex angustior* (5—10 %), *C. middendorffii* (5 %), *C. nemorensis* (2 %), *C. rariflora*. Из видов гигрофильного разнотравья и осок встречаются также *Iris setosa*, *Parnassia palustris*, *Juncus filiformis*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Carex appendiculata*, *C. lasiocarpa*, *Equisetum fluviatile*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Galium trifidum*, *Viola epipsiloides*, *Lobelia sessilifolia*, *Calamagrostis neglecta*. В сырых промоинах отмечены *Caltha palustris* и *Cicuta virosa*. Вдоль берега ручья тянется узкая полоса восковника (*Myrica tomentosa*).

Моховой ярус (покрытие 70 %) также отличается неравномерной горизонтальной структурой и сложением — между куртинами ольхи развиты сфагновые ковры из *Sphagnum teres* (30 %), *S. warnstorfii* (30 %), *S. centrale* (10 %), встречаются также *S. squarrosum*, *S. riparium* и гипновые мхи *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Climacium dendroides*, *Calliergon stramineum*, *C. cordifolium*, *C. richardsohnii*, *Warnstorfia exanulata* и др.

Динамика. Сообщества ассоциации формируются на окрайках переходных болот под воздействием естественного осушения торфяников ручьями. Дальнейшее осушение местообитаний приведет к возрастанию сомкнутости древесного яруса, уменьшению проективного покрытия гигрофильного разнотравья и сфагновых мхов, увеличению покрытия луговых мезофитов. Ольховые редколесья разнотравно-осоковые будут сменяться, по-видимому, ольшаниками вейниковыми (асс. Alnetum hirsutae calamagrostidosum). При разложении торфяной залежи и развитии почвенного покрова ольшаники будут сменяться каменноберезняками вейниковыми и высокотравными (ассоциации Betuletum ermanii calamagrostidosum langsdorffii и Betuletum ermanii altiherbosum).

Географическое распространение. Предполагаемый ареал ассоциации определяется районом перекрытия ареалов основных ценообразователей — ольхи пушистой, осоки пузыреватой и кровохлебки тонколистной: Камчатка, Охотия, Южный Сахалин, Южные Курилы, Верхне-Зейский, Нижне-Зейский, Буреинский, Амгунский и Уссурийский районы, Япония, Китай (Сосудистые..., 1985—1996).

Основные дестабилизирующие факторы. В изученном районе сообщества разнотравно-осоковых ольшаников находятся в зоне строительства газопровода и автодороги и подвержены рекреационному и техногенному воздействию. Отмеченные в некоторых сообществах свежие пни и глубокие колеи, оставленные гусеничным транспортом, свидетельствуют о недавних выборочных рубках.

Мотивы охраны. Разнотравно-осоковые ольшаники являются эталоном коренной растительности, отражают историю формирования растительного покрова Западной Камчатки, являются местообитанием редких и охраняемых видов сосудистых растений и мхов. Необходимы постоянное наблюдение за состоянием сообществ (ведение флористического и геоботанического мониторинга) и запрет хозяйственной деятельности в этих сообществах.

Благодарности

Выражаем глубокую признательность В. В. Якубову (Биолого-почвенный ин-т ДВО РАН), И. В. Чернядьевой и А. А. Добрышу (БИН РАН), оказавшим большую помощь в определении гербария сосудистых растений, мхов и лишайников.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 03-04-49593).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Демьянов В. А. О понятии «болотный лес» в болотоведении // Изв. Акад. наук. Сер. Биол. 1993. № 4. С. 491—499.

Зеленая книга Сибири. Редкие и нуждающиеся в охране растительные сообщества / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск, 1996. 397 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa, 1992. Т. 1. № 1—2. С. 1—85.

Камчатка, Курильские и Командорские острова (История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока) / Под ред. И. В. Лучицкого. М., 1974. 439 с.

Кондратюк В. И. Климат Камчатки. М., 1974. 204 с.

Лавренко Е. М. Об охране ботанических объектов в СССР // Вопросы охраны ботанических объектов. Л., 1971. С. 6—13.

Любимова Е. Л. Некоторые данные о болотах западного побережья Камчатки // Камчатский сборник. Т. 1. М.; Л., 1940. С. 157—180.

Любимова Е. Л. Камчатка. Физико-географический очерк. М., 1961. 200 с.

Микулин А. Г. Определитель лишайников полуострова Камчатка. Владивосток, 1990. 128 с.

Нешатаев В. Ю. Проект Всероссийского Кодекса фитоценологической номенклатуры // Растительность России. 2001. № 1. С. 62—70.

Норин Б. Н. Эдификатор, интегральная (комплексная) фитоценотическая система, агрегация, фитохора, растительность, растительный покров — дискуссионные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 11. С. 1427—1435.

Павлов Н. В. Березовые леса западного побережья Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1936. Т. 45. Вып. 2. С. 129—138.

Павлов Н. В., Чижиков П. Н. Природные условия и проблемы земледелия на юге Большерецкого района Камчатки // Тр. СОПС АН СССР. Сер. Камчатская. 1937. Вып. 3. 212 с.

Редкие виды растений Камчатской области и их охрана / Под ред. Н. Г. Клочковой. Петропавловск-Камчатский, 1993. 245 с.

Седельников В. П. Принципы выделения и паспортизации нуждающихся в охране редких и исчезающих растительных сообществ // Зеленая книга Сибири / Под ред. И. Ю. Коропачинского. Новосибирск, 1996. С. 13—17.

Сосудистые растения Советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л.; СПб., 1985—1996. Т. 1—8.

Стойко С. М. Экологические основы охраны редких, уникальных и типичных фитоценозов // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 11. С. 1574—1583.

Тюлина Л. Н. Растительность западного побережья Камчатки. Ч. I. Леса // Камчатская экспедиция СОПС РАН. Л., 1936. Рукопись // Архив БИН им. В. Л. Комарова РАН, Р. I. Оп. 1, № 770. 280 с.

Тюлина Л. Н. Растительность западного побережья Камчатки // Тр. Камчатского ин-та экологии и природопользования ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский, 2001. Вып. 2. 298 с.

Чижиков П. Н. О березовых лесах юга Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. Вып. 4. С. 73—79.

SUMMARY

The paludal alder (*Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr.) groves of the Kikhchik River basin (Western Kamchatka) were studied by means of sample plots 20 × 20 m located on the key-area along a new gas pipeline. Two rare associations were described: Alnetum hirsutae calamagrostidoso-lysichitosum and Subalnetum hirsutae herboso-carycosum. The plant community structure, ecology and dynamics were analysed. Preservation of these plant communities was recommended, and principles for the community preservation were given.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26 : 581.4

© С. И. Генкал,[1] М. С. Куликовский[2]

ASTERIONELLA RALFSII (*BACILLARIOPHYTA*): МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

S. I. GENKAL, M. S. KULIKOVSKYI. *ASTERIONELLA RALFSII* (*BACILLARIOPHYTA*): MORPHOLOGY, ECOLOGY AND DISTRIBUTION

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н
[2] Пензенский государственный педагогический университет им. В. Г. Белинского
440026 Пенза, ул. Лермонтова, 37

Поступила 23.10.2002

Приведены новые данные по морфологии, экологии и распространению редкого для флоры России вида *Asterionella ralfsii*. Показана значительная морфологическая изменчивость ряда качественных признаков (форма створки и расположение двугубых выростов).

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Asterionella ralfsii*, морфология, экология, распространение.

Единственная находка *Asterionella ralfsii* W. Smith в пределах бывшего СССР под названием *Peronia erinacea* Breb. et Arn. отмечена В. И. Есыревой (1945) в конце августа в планктоне р. Волги у г. Горького. В определителе по диатомовым водорослям (Определитель..., 1951) *P. erinacea* была отнесена к редким пресноводным видам, встречающимся в сфагновых болотах и их стоках по всей Европе, но не известным для СССР. *A. ralfsii* зафиксирована в ряде штатов США в водоемах с низким содержанием солей, богатых гуматами и с низким pH (Patrick, Reimer, 1966; Scherer, 1988). В настоящее время у *A. ralfsii* кроме типовой разновидности выделено еще две: var. *hustedtiana* Körner и var. *americana* Körner (Körner, 1970), которые отличаются от var. *ralfsii* формой створки и числом штрихов в 10 мкм. По данным K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1991), типовая разновидность является редкой, встречается в планктоне и бентосе водоемов с небольшим содержанием солей и известна для разных частей Европы. Данные по длине, ширине створки и числу штрихов у *Peronia erinacea* (20—45 мкм, 2—3 мкм и 30—32 в 10 мкм; Определитель..., 1951) и *A. ralfsii* совпадают (Patrick, Reimer, 1966). Krammer, Lange-Bertalot (1991) для типовой разновидности приводят несколько большие диапазоны изменчивости перечисленных признаков (соответственно 20—60 мкм, 2—3.5 мкм и 28—32 штриха в 10 мкм). Подробные исследования морфологии створок вида с использованием электронного микроскопа в литературе практически отсутствуют. Только несколько микрофотографий *A. ralfsii* var. *hustedtiana* и *A. ralfsii* var. *americana*, полученных в ТЭМ, приведены в работе H. Körner (1970).

Цель настоящего исследования — изучение морфологической изменчивости, экологических особенностей и распространения типовой разновидности *A. ralfsii*.

Материал и методика

Материалом послужили пробы бентоса, планктона и нитчатых водорослей, отобранные в разные сезоны 2001 и 2002 гг. из оз. Гусиное, расположенного в окрестностях пос. Луговой Лунинского р-на Пензенской обл.

Изучаемое озеро образовалось на месте выработанного торфяника и представляет ацидный (pH 5.7), темноводный, неглубокий (глубина не превышает 2 м) водоем. Высшая водная растительность типична для данного типа биотопов. Обильно развиваются нитчатые водоросли: *Microspora pachyderma* (Widle) Lagerh., *Desmidium swartzii* Ag. var. *swartzii*, *Oedogonium* sp., *Mougeotia* sp., *Ulothrix* sp. По данным химического анализа, в воде озера отсутствуют азот, фтор, кадмий и содержатся нитраты — 0.04 мг/л, сульфат остаточный — 114 мг/л, фосфаты — 0.01 мг/л, хлор — 1.2 мг/л, сульфаты — 2.3 мг/л, фенол — 0.079 мг/л, калий — 1 мг/л, натрий — 0.5 мг/л, кальций — 4 мг/л, медь — 0.004 мг/л, магний — 3.6 мг/л, железо — 1.002 мг/л, марганец — 0.06 мг/л, цинк — 0.001 мг/л, хром общий — 0.001 мг/л, кобальт — 0.001 мг/л. Жесткость составляет 0.5 ммол/л.

Очистку панцирей от органической части проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты исследовали в световом (МБИ-6), сканирующем (JSM-25S) и трансмиссионном (Н-300) электронных микроскопах.

Результаты и их обсуждение

В световом микроскопе мы наблюдали *A. ralfsii* var. *ralfsii* в виде неполных звездчатых колоний и отдельных клеток (табл. I, *1*, *2*). По литературным данным, в колонию может входить до 14 клеток (Krammer, Lange-Bertalot, 1991 : Taf. 104, figs. 1—3). В нашем материале створки постепенно суживались к концам (табл. I, *3—6*). По литературным данным (Körner, 1970, figs. 101, 106, 107; Krammer, Lange-Bertalot: 1991: Taf. 104, figs. 5—7), створки по форме ближе к линейным. Верхний конец створки более или менее головчатый, нижний суженный, чаще отшнурованный (табл. I, *3—6*). Осевое поле узколинейное и несколько расширенное на верхнем конце (табл. I, *7—10*). Концы на загибе створки перфорированы мелкими порами (табл. I, *3—10*: II, *4—9*). С наружной поверхности створки на границе лицевой части и загиба створки расположены небольшие шипы (табл. I, *11—13*; II, *1*). Двугубый вырост встречается на одном из концов створки, при этом его расположение на верхнем конце варьирует в значительной степени — почти у загиба створки (табл. I, *9*, *12*; II, *5*), ближе к центру конца (табл. I, *3*, *10*), у края (табл. II, *6*, *7*) или в центре конца (табл. I, *4*, *6*; II, *8*, *9*). На нижнем конце двугубый вырост, если имеется, расположен ближе к загибу створки, и его положение также варьирует (для сравнения: табл. I, *8* и табл. I, *13*; II, *3*), но в меньшей степени, чем на верхнем конце. На микрофотографиях, которые опубликовал Körner (1970, figs. 101, 103—107), местоположение двугубого выроста тоже меняется, но выросты имеются на обоих концах, что характерно и для *A. formosa* Hass. (Генкал, 1992, табл. XXXIII, *3*, *4*). H. J. Kling (1993) наблюдала в популяциях *A. formosa* и *A. ralfsii* отсутствие двугубого выроста на одном из концов створки при быстрой редукции размеров клетки. Длина и ширина створок в нашем материале (соответственно 25.9—62.1 и 2.5—3.0 мкм) не отличались от указанных в диагнозе, но минимальное число штрихов в 10 мкм было меньше (25, а не 28). Наиболее изменчивым признаком в нашей выборке была длина створки (коэффициент вариации CV = 16.5 %), наименее — число штрихов в 10 мкм (CV = 3.6 %).

A. ralfsii характеризуется как ацидофильный вид (Pienitz et al., 1991). B. J. Cholnoky (1968) относит его к диатомеям, обитающим в водоемах с pH ниже 7, Körner (1970) ограничивает пределы ацидности показателями pH между 5 и 6, что отличает типовую разновидность от *A. ralfsii* var. *hustedtiana*, обитающую в водоемах с показателями pH между 6 и 7. R. P. Scherer (1988) приводит

A. ralfsii для водоема с показателями pH 3.6—4.2. В Пензенской обл. встречена в водоеме с pH 5.7, что соответствует экологической характеристике, данной Körner (1970).

A. ralfsii — планктонный вид (Cholnoky, 1968; Pienitz et al., 1991; Krammer, Lange-Bertalot, 1991). В планктонных пробах, отобранных в центре оз. Гусиное с мая по август 2002 г., неполные колонии встречались нечасто. Бóльшая численность вида наблюдалась в скоплениях нитчатых водорослей, где встречались целые колонии из 8 клеток с хорошо развитым хлоропластом в стадии деления (при температуре воды 20—28 °C). Однако наибольшая численность этого вида отмечена в бентосной пробе 2001 г., отобранной у кромки воды под снегом в середине ноября при температуре воды около 0 °C, что соответствует данным Krammer, Lange-Bertalot (1991) о весенней и осенней вегетации *A. ralfsii.* Морфологическое изучение вида из водоема Пензенской обл. позволяет дополнить существующий диагноз.

Asterionella ralfsii W. Smith var. *ralfsii* (Smith, 1856 : 81). — *A. formosa* var. *ralfsii* (W. Smith) Wolle, 1890 : tab. 46, fig 5, 6. — *Peronia erinacea* Brebisson et Arnott sensu Hustedt, 1932 : 262. — *Asterionella fibula* (Brebisson) Hustedt, 1952 : 272.

Створки булавовидные, в средней части несколько расширенные, 20—60 мкм дл., 2—3.5 мкм шир. Верхний конец широко головчатый, ясно отшнурованный, нижний конец суженный, слегка оттянутый. Осевое поле узколинейное и несколько расширенное на верхнем конце, штрихи нежные, 25—32 в 10 мкм. Концы на загибе створки перфорированы мелкими порами. С наружной поверхности створки на границе лицевой части и загиба створки расположены небольшие шипы. Двугубые выросты на одном или обоих концах створки (табл. I, II).

Пресноводный ацидофильный вид, обитающий в планктоне и бентосе.

Европа, Центральная и Южная Африка, Мадагаскар, восточные прибрежные штаты США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—89.

Генкал С. И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб., 1992. 127 с.

Есырева В. И. Флора водорослей р. Волги от г. Рыбинска до г. Горького // Уч. зап. МГУ. 1945. Вып. 82. Тр. Бот. сада, кн. 5. С. 10—90.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли. М., 1951. 619 с.

Cholnoky B. J. Die Okologie der Diatomeen in Binnengewassern. Lehre, 1968. 699 p.

Hustedt F. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Sweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete // Or. L. Rabenhorsts. Kryptogamen-flora. Leipzig. 1932. Bd 7. Teil 2. Lieferung 2. S. 1—320.

Hustedt F. Neue und wenig bekannte diatomeen. V. *Asterionella fibula* (Breb.) nov. comv., eine Plankton-Diatomee mooriger Gewäasser // Berichte Deutsche Botanische Gesellschaft. 1952. Bd 65. N 8. S. 272—275.

Kling H. J. Asterionella formosa Ralfs: the process of rapid size reduction and its possible ecological significance // Diatom Res. 1993. Vol. 8. N 2. P. 475—479.

Körner H. Morphologie und Taxonomie der Diatomeengattung *Asterionella* // Nova Hedwigia. 1970. Bd 20. S. 557—725.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae 3. Teil: *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart—Jena, 1991. Band 2/3. S. 1—576.

Patrick R., Reimer C. W. The diatoms of the United States. Vol. 1: *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae.* Monographs of the Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1966. P. 1—688.

Pienitz R., Lortie G., Allard M. Isolation of lacustrine basins and marine regression in the Kuujjuaq area, northern Quebec, as inferred from diatom analysis // Geographie physique et Quaternaire. 1991. Vol. 45. N 2. P. 155—174.

Smith W. A Synopsis of the British *Diatomaceae.* London, 1956. Vol. 2. 220 p.

Scherer R. P. Freshwater diatom assemblages and ecology palaeoecology of the Okefenokee Swamp/marsh complex, southern Georgia, U. S. A. // Diatom Res. 1988. Vol. 3. N 1. P. 129—157.

Wolle F. Diatomaceae of North America. Bethlehem, 1890.

SUMMARY

The study of plankton and benthic samples from an acidic lake Gusinoye (Penza Region) revealed a rare freshwater species to the flora of Russia, *Asterionella ralfsii* W. Smith (*Bacillariophyta*), which mass development was registered in November at the water temperature of 0 °C. The electron and light microscopy study of the species frustule morphology showed variation in valve shape as well as in rimoportula position at its ends. Estimation of the variability of quantitative features (valve length and width, number of striae per 10 mkm) suggested that the number of striae per 10 mkm was the least labile characteristic (CV — 3.6 %).

УДК 582.293 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Ю. В. Котлов

ТИПОВЫЕ ОБРАЗЦЫ ЛИШАЙНИКОВ СЕМЕЙСТВА *CATILLARIACEAE* В ГЕРБАРИИ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН (LE)

Y. V. KOTLOV. TYPE SPECIMENS OF THE LICHEN FAMILY *CATILLARIACEAE* IN THE HERBARIUM OF THE KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE (LE)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 2344512
e-mail: yurikotlov@yandex.ru
Поступила 01.04.2003

Приводится аннотированный список типовых образцов лишайников сем. *Catillariaceae*, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Предложена новая комбинация *Solenopsora brouardii*. *S. carpatica* впервые рассматривается как синоним *S. cesatii*.

Ключевые слова: лишайники, *Catillariaceae*, типовые образцы, LE.

Сем. *Catillariaceae* Hafellner представляет собой небольшую, четко обособленную от других семейств аскомицетов, монофилетическую таксономическую группу, выделяющуюся по таким апоморфиям, как сумки *Catillaria*-типа и внутренняя пигментация апикальных клеток гиф и парафиз. В результате критической ревизии коллекции лишайников сем. *Catillariaceae*, хранящихся в Гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), были выявлены типовые образцы 8 видов лишайников этого семейства, относящихся к родам *Catillaria* A. Massal., *Halecania* M. Mayrhofer, *Solenopsora* A. Massal. и *Xanthopsorella* Kalb et Hafellner. Кроме того, в гербарии были обнаружены типы 7 названий видов рода *Catillaria* s. l., в настоящее время исключенных из состава сем. *Catillariaceae*.

Ниже представлен аннотированный список изученных типовых образцов. Для каждого названия таксона даны номенклатурная цитата, категория типа и текст этикетки. В необходимых случаях также приводятся принимаемое нами название (в квадратных скобках), сведения о типовых образцах в других гербариях, цитата из протолога, название и номер эксикат, другая дополнительная информация.

Biatora chalybeia var. *corticola* f. *cupressicola* Hepp, Flechten Eur. N 743 (1867) [= *Catillaria nigroclavata* (Nyl.) Schuler].

Isotypus: Италия, «An der Rinde von *Cupressus sempervirens*, auf dem Monte vento, dem Dorfe Staglieno gegenüber, in der Nähe von Genua; gesammelt von Dr. Hepp [s. n.] 21 Mai 1862» [Hepp, Flechten Eur. N 743] (LE).

Biatora holomelaena var. *chalybeia* f. *compacta* Hepp, Flechten Eur. N 498 (1860) [= *Catillaria lenticularis* (Ach.) Th. Fr.].

Isotypus: «Auf Kalkblöcken; Hepp [s. n.]» [Hepp, Flechten Eur. N 498] (LE).

Catillaria golubkovae Kotlov, Bot. Zhurn. 87(9) : 110 (2002).

Holotypus, paratypus: ЮАР, «Table Mt. Cape of Good Hope. September 1874, legit. A. E. Eaton [s. n.]» (LE).

Catillaria praedicta Tretiach et Hafellner, Lichenologist 30 : 222 (1998).

Isotypus: Италия, «Italien, Provinz Cagliari: Stranddünen, ca. 2 km S Portixeddu ca. 5—15 m; Dünenvegetation, Macchie, aufgeforsteter *Pinus*-Wald. 02.05.1986, leg. H. Mayrhofer [s. n.]» [Poelt, Pl. Graec. Lich. N 461] (LE).

Halecania australis Lumbsch, Mycotaxon 52 : 431—432 (1994).

Isotypus: Австралия, «Australia, New South Wales, Oaky Creek, 37 km NE of Boorowa, on Reids Flat Road. *Brachychiton* dominated steep slope with large granite outcrops. 34° 08′ S, 148° 54′ E, 450 m alt. On eutrophic siliceous rocks in a river bed. Associated lichens include *Candelaria concolor* and *Phaeophyscia* spp. 14 VIII 1991, leg. H. T. Lumbsch et H. Streimann [s. n.]» [Lumbsch et Feige, Lecanoroid Lich. N 22] (LE).

Psora texana W. A. Weber, Mycotaxon 6 : 178 (1977) [= *Xanthopsorella texana* (W. A. Weber) Kalb et Hafellner].

Isotypus: США, «U. S. A. Texas. Kerr County: Guadalupe River Canyon, Hwy. 39, 22.4 km SW of Ingram, on road to Leakey, limestone rimrock along ridge, juniper-oak woodland. Forming rosettes up to 3—4 cm diameter on vertical faces of limestone cliffs. 29 April 1974. W. A. Weber [s. n.]» [Weber, Lich. Exs. N 448] (LE).

Solenopsora brouardii (de Lesd.) Kotlov comb. nov. — *Catillaria brouardii* de Lesd., Lich. Mexique: 23 (1914), «*brouardi*».

Lectotypus (hic design.): Мексика, «Mexica. 30 I 1910. G. Arséne N 4094» (LE).

По протологу: «Etat de Michoacan. Morelia: 2° cascade prés la Huerta 1950 m, N 4094, sur des roches siliceuses».

Ниже приводится описание этого вида.

Таллом трещиновато-ареолированный до пластинчатого, светло желтовато-серый до оливково-коричневого. Фотобионт *Trebouxia*-типа; клетки 10—15 мкм в диам.

Апотеции сидячие, 0.4—0.7 мм в диам. Диск плоский или слабо выпуклый, светло-коричневый до темно-коричневого, при увлажнении — светло-желтый; слоевищный край развивается только у молодых апотециев, несколько светлее диска; собственный край заметен при увлажнении в виде тонкой темной каемки вокруг диска. Эксципул плохо развит, из радиально ориентированных гиф, снаружи светло-коричневый, внутри бесцветный. Гипотеций бесцветный. Эпитеций грязно-коричневый. Гимений 40—50 мкм выс., бесцветный. Парафизы септированные, простые или раздвоенные; верхушки слегка утолщенные, с внутренними коричневыми «шапочками». Сумки булавовидные, 30—45 мкм выс., *Catillaria*-типа, содержат 8 спор. Споры бесцветные, 2-клеточные, 10—13 × 3—4 мкм, овальные до узко-эллипсоидных, иногда почти веретеновидные, без периспория.

Пикнидии не развиваются.

Таллом от K, C, KC и PD не изменяется в окраске. Лишайниковые вещества не обнаружены.

На силикатных горных породах. Известен только из типового местообитания.

Solenopsora carpatica Pišút et Vězda, Cas. Slez. Mus., Ser. A, Hist. Nat. 19 : 25—26 (1970) [= *Solenopsora cesatii* (A. Massal.) Zahlbr.].

Isotypus: Словакия, «Bohemoslovacia. Carpati, montes Fatra Magna: in rupibus Velká skala dictis, ad latera montis Sidorovo prope urbem Ružomberok, alt. 600 m s. m. Ad parietes rupium calcarearum. 3 X 1968. Leg. I. Pišút et A. Vězda [s. n.]» [Vězda, Lich. Sel. Exs. N 896] (LE).

По морфологии, экологии и составу лишайниковых веществ (зеорин и паннарин) *Solenopsora carpatica* не отличается от *S. cesatii.* Приведенные в диагнозе *S. carpatica* в качестве отличия от *S. cesatii* признаки (несколько меньший размер спор, отсутствие чешуек в центральной части таллома и оранжевое окрашивание от PD), по нашему мнению, не являются достаточно основательными для выделения *S. carpatica* в самостоятельный таксон.

ИСКЛЮЧЕННЫЕ ТАКСОНЫ

Catillaria byssacea Vězda, Lich. Sel. Exs. N 184 (1963) [= *Vezdaea aestivalis* (Ohlert) Tscherm.-Woess et Poelt].

Isotypus: Чехия, «Bohemoslovacia. Moravia centr.: supra pagum Mokrá Hora prope urbem Brno, alt. 280 m s. m. Supra muscos et alia vegetabilia destructa terramque macramé arenaceam, in fossis viae sylvaticae. 25 IV 1961. Leg. A. Vězda [s. n.]» [Vězda, Lich. Sel. Exs. N 184] (LE).

Catillaria depauperata Malme, Ark. Bot. 18 (12) : 11—12 (1924).

Isosyntypus: Бразилия, «Exped. I-mae Regnellian. Lichenes N 2570. Brasiliae civit. Matto Grosso: Coxipó-mirim pr. Cuyabá. 2/4/1894, leg. Gust. A : n Malme» (LE).

Парафизы простые или раздвоенные в верхней части, верхушки утолщенные, пигментированные. Сумки *Lecanora*-типа. Споры 2-клеточные. Систематическое положение не выявлено. Скорее всего, относится к сем. *Lecanoraceae.*

Catillaria leprosa Räsänen, Lich. Fenn. Exs. N 492 (1939) [= *Cliostomum leprosum* (Räsänen) Holien et Tønsberg.].

Isotypus: Финляндия, «Tavastia borealis: Saarijärvi, Pyhäjärvi. Ad caudicem basalem *Piceae excelsae* in piceeto juxta viam publicam. 11 VIII 1937, leg. Arvo Koskinen [s. n.]» Räsänen, Lich. Fenn. Exs. N 492] (LE).

Catillaria ligustica de Lesd., Bull. Soc. Bot. France 79 : 687 (1932) [= *Toninia philippea (Mont.) Timdal].*

Isolectotypus: Италия, «Italia. In Liguria occidentali: Andóra, in scopolis ad mare. 1, I 1932. C. Sbarbaro [s. n.]» (LE).

Lectotypus: UPS (Timdal, 1991 : 79).

Catillaria pseudoleptocheila de Lesd., Lich. Mexique: 23 (1914).

Isosyntypi: Мексика, «Mexica, 10 III 1910, G. Arséne N 3767»; «Mexica. 8 II 1910, G. Arséne N 4485» (LE).

По протологу: «Etat de Michoacan. Morelia: carrières du Rincon Nros. 4401, 4439, 4441; loma Sta. Maria Nros. 3824, 3835; cerro Azul Nros. 3767, 3769; cerro Tejocote N 4485, sur des roches volcaniques».

Парафизы тонкие, разветвленные, верхушки слегка утолщенные, не пигментированные. Сумки *Bacidia*-типа. Споры 2-клеточные, бобовидноизогнутые, с толстыми стенками. Систематическое положение не выявлено. Скорее всего, относится к сем. *Bacidiaceae.*

Catillaria variicolor Malme, Ark. Bot. 18 (12) : 13 (1924).

Isolectotypus: Бразилия, «Exped. I-mae Regnellian. Lichenes № 528. Brasiliae civit. Rio Grande do Sul: Canôas pr. Porto Alegre. 3/10/1892, leg. Gust. A:n Malme» (LE).

Lectotypus (hic design.): UPS L-1244336.

Парафизы простые, не разветвленные, верхушки утолщенные, не пигментированные. Сумки *Catillaria*-типа. Споры 2-клеточные. Систематическое положение не выявлено. Скорее всего, относится к сем. *Bacidiaceae.*

Lecidea praeposita Nyl., Flora 64 : 102 (1883).

Isolectotypus: Словакия, «An einem schattigen Kalkfelsen in den Reviere „Mucsnicza" bei Brestova nächst Zuberecz. Com. Arva in Ungarn. 11/8/1881. Lojka [s. n.]» [Zwackh-Holzhausen, Lich. Exs. N 719] (LE).

Lectotypus (hic design.): H-NYL 18299.

Парафизы простые, верхушки не утолщенные, без внутренней пигментации. Споры 2-клеточные, с периспорием. Систематическое положение не выявлено. Скорее всего, относится к роду *Gyalidea.*

Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность сотруднику лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Е. Р. Котловой за помощь в идентификации лишайниковых веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (*Lecideaceae*, Ascomycetes) // Opera Bot. Vol. 110. P. 1—137.

SUMMARY

Annotated list of type specimens of the lichen family *Catillariaceae* kept in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) is given. New combination *Solenopsora brouardii* is proposed. *S. carpatica* is referred to as a synonym of *S. cesatii.*

УДК 582.542.2 Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© И. В. Татанов

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *BOLBOSCHOENUS GLAUCUS* (*CYPERACEAE*) В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ

I. V. TATANOV. ON THE DISTRIBUTION OF *BOLBOSCHOENUS GLAUCUS* (*CYPERACEAE*) IN THE EAST EUROPE

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: tatanov@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 13.05.2003

Приводятся сведения о распространении в Восточной Европе впервые обнаруженного на этой территории *Bolboschoenus glaucus*. Обсуждаются его отличия от *B. maritimus*. Приведена номенклатурная цитата *B. glaucus*; дана карта с точечным изображением распространения вида в пределах данного региона.

Ключевые слова: *Bolboschoenus glaucus*, Восточная Европа, распространение.

Bolboschoenus glaucus (Lam.) S. G. Smith был описан J. Lamarck в 1791 г. из Западной Африки (Сенегал) как *Scirpus glaucus* Lam. Но лишь недавно последнее название, по-видимому, не употреблявшееся со времени Lamarck'a, S. G. Smith (1995), благодаря исследованиям J. Browning и K. Gordon-Gray (Browning, Gordon-Gray, 1993), использовал в качестве базионима для комбинации *Bolboschoenus glaucus*, примененной им к африканскому виду *Bolboschoenus*, принимавшемуся ранее за *B. maritimus* (L.) Palla (*Scirpus maritimus* L.). Немного позднее было установлено, что *B. glaucus* помимо Африки встречается в Юго-Западной Азии, где он широко распространен, а также в некоторых регионах Западной Европы, Средней и Центральной Азии и как заносный вид в Северной Америке (Browning et al., 1995, 1998; Kukkonen, 1998, 2001; Hroudová et al., 1999; Smith, 2002). Т. В. Егоровой и мною (Егорова, Татанов, 2002) *B. glaucus* был приведен для многих районов Кавказа, в том числе и для территории, относящейся к Российской Федерации. Просмотр кавказских образцов (LE), определенных как *B. maritimus* или *Scirpus maritimus*, показал, что довольно большая их часть принадлежит к *B. glaucus*. Кроме того, было выяснено, что этому виду идентичны кавказские растения, относимые к *B. macrostachys* (Willd.) Grossh.

В результате критического изучения гербарных материалов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского государственного ун-та им. М. В. Ломоносова (MW), Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина (МНА), Московского педагогического государственного ун-та (MOSP), мною впервые было установлено, что *B. glaucus* произрастает также на территории Восточной Европы (в пределах европейской части бывшего СССР) — в южных районах России и Украины, в европейской части Казахстана и, по-видимому как заносное растение, в Центральной России. Восточноевропейские образцы *B. glaucus* подобно кавказским были обнаружены среди гербарных экземпляров, определенных как *B. maritimus* или *Scirpus maritimus*. К *B. glaucus* принадлежат и образцы из Украины (Крым), приведенные Т. В. Егоровой (1976) во «Флоре европейской части СССР» под названием *B. maritimus* var. *macrostachys* (Willd.) Egor.

B. glaucus габитуально сходен с растениями широко распространенного в Восточной Европе *B. maritimus*, имеющими зонтиковидное соцветие. Но в отличие от этого вида, у которого оно с 1—3(4) лучами, соцветие *B. glaucus* имеет (2)5—8(12) лучей. Основные различия эти виды обнаруживают по признакам плодов, в особенности по характеру их поверхности и анатомическому строению экзокарпия. У *B. maritimus* плоды выпукло-трехгранные или плоско-выпуклые, на верхушке закругленные или округло-усеченные; на поверхности плодов под бинокуляром хорошо видны очертания полигональных клеток экзокарпия, напоминающие медовые соты; на поперечном срезе плодов клетки экзокарпия крупные, сильно вытянутые в радиальном направлении, толщина экзокарпия в 1.5—2 раза превышает остальную часть перикарпия. У *B. glaucus* плоды тупо-трехгранные, суживающиеся по направлению к верхушке; на поверхности плодов под бинокуляром не видны очертания клеток экзокарпия; на поперечном срезе плодов клетки экзокарпия мелкие, квадратные или прямоугольные (вытянутые в тангенциальном направлении), толщина экзокарпия в 4—5 раз меньше остальной части перикарпия.

Следует заметить, что различия в строении перикарпия *B. maritimus* и *B. glaucus* легко выявляются при просмотре под бинокуляром поперечных срезов, сделанных от руки в средней части плода острым скальпелем или бритвой. У *B. maritimus* на сделанных таким способом срезах отчетливо видны вытянутые в радиальном направлении клетки экзокарпия, тогда как у *B. glaucus* перикарпий представляет собой однородный плотный слой, в котором не различимы клетки экзокарпия.

Указанные выше и другие отличительные признаки *B. maritimus* и *B. glaucus* приведены в таблице.

Обычно у *B. glaucus* колоски продолговато-яйцевидные, продолговатые или цилиндрические, 1—3 см дл., 0.4—0.6 см шир., похожие на таковые у типичных представителей *B. maritimus*. Но в разных частях ареала *B. glaucus* изредка встречаются образцы с удлиненно-цилиндрическими, относительно узкими колосками 3.5—5(8) см дл., 0.4—0.6 см шир., придающими растению своеобразный облик. Кавказские экземпляры *Bolboschoenus* с такими колосками относились либо к *B. macrostachys* (Willd.) Grossh. (Гроссгейм, 1940), либо к *B. maritimus* (L.) Palla var. *macrostachys* (Willd.) Egor. (Егорова, 1991; Ханджян, 2001). Комментарии, касающиеся базионима этих двух названий — *Scirpus macrostachys* Willd., были даны ранее (Егорова, Татанов, 2002). Плоды кавказских длинноколосковых образцов (они образуются обычно только в основании колосков) не отличимы от плодов типичных представителей *B. glaucus*, вследствие чего данные образцы были отождествлены с этим видом (Егорова, Татанов, 2002). Заметим, что и другие авторы (Browning et al., 1998) не придают длинноколосковым растениям с плодами, как у *B. glaucus*, какого-либо таксономического ранга.

Сравнительные признаки видов *Bolboschoenus maritimus* и *B. glaucus*

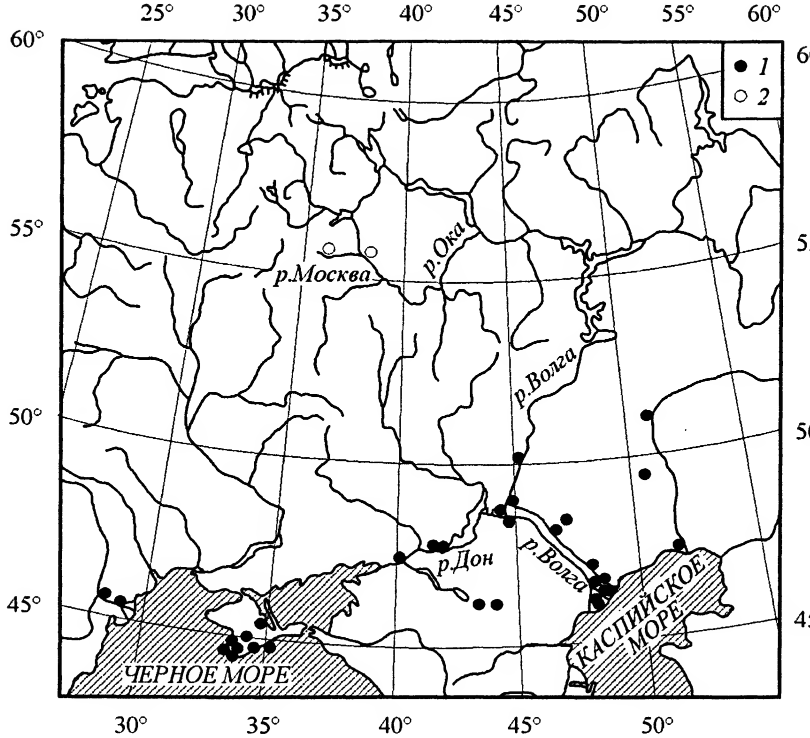
Признаки	*B. maritimus*	*B. glaucus*
Соцветие	Зонтиковидное, с 1—3(4) лучами или головчатое	Зонтиковидное, с (2)5—8(12) лучами
Окраска кроющих чешуй	Коричневые или светло-коричневые, равномерно окрашенные по всей поверхности	Темно-коричневые, ржавые или красновато-коричневые, реже бледно-желтые, посередине и по краям более светлые
Число рылец	2 или 3, либо 2 и 3 в одном и том же колоске	3
Форма плодов	Выпукло-трехгранные или плоско-выпуклые, на верхушке закругленные или округло-усеченные	Тупо-трехгранные, суживающиеся по направлению к верхушке
Околоцветные щетинки	Опадающие при плодах	Остающиеся при плодах
Поверхность плодов	Под бинокуляром хорошо видны очертания полигональных клеток экзокарпия, напоминающие медовые соты	Под бинокуляром не видны очертания клеток экзокарпия
Экзокарпий на поперечном срезе плода	Клетки сильно вытянутые в радиальном направлении; толщина экзокарпия в 1.5—2 раза превышает остальную часть перикарпия	Клетки мелкие, квадратные или прямоугольные, вытянутые в тангенциальном направлении; толщина экзокарпия в 4—5 раз меньше остальной части перикарпия

Образцы *Bolboschoenus* с длинными колосками были выявлены Т. В. Егоровой также на территории Восточной Европы (Украина: Закарпатская обл., г. Мукачево; о-в Джарылгач и Крым) и приведены во «Флоре европейской части СССР» (Егорова, 1976) как *B. maritimus* var. *macrostachys*. Изучение гербарного материала показало, что растения из Крыма принадлежат к *B. glaucus*, а из 2 других указанных местонахождений — к *B. maritimus*. Длинноколосковые экземпляры *B. maritimus* отмечены польской исследовательницей рода *Bolboschoenus* A. Kreft на севере Польши (устное сообщение).

Таким образом, феномен длинноколосковости, связанный с удлинением оси колоска и формированием на ней многочисленных, относительно рыхло расположенных кроющих чешуй, в пазухах которых не образуется плодов, а иногда и цветков (Browning et al., 1998 : 479), наблюдается у 2 видов *Bolboschoenus* — *B. glaucus* и *B. maritimus*, сходных внешне, как было сказано выше, но не обнаруживающих близкого родства и относящихся к разным секциям. Описанный феномен, которому пока нет объяснения, заслуживает специального изучения. Но очевидно, что наличие удлиненных колосков не имеет таксономического значения.

Ниже приводятся номенклатурная цитата *B. glaucus*, сведения о распространении в Восточной Европе и за ее пределами, перечень изученных образцов и карта с точечным изображением ареала вида на изученной территории.

Bolboschoenus glaucus (Lam.) S. G. Smith, 1995, Novon, 5 : 101; Browning et al., 1998, Nord. Journ. Bot. 18, 4 : 476; Егорова и Татанов, 2002, Новости сист. высш. раст. 34 : 39. — *Scirpus glaucus* Lam., 1791, Tabl. Encycl. Méth. Bot. 1 : 142. — *S. macrostachys* Willd., 1809, Enum. Pl. Horti Berol. 1 : 78, non *S. macrostachys* Lam., 1791, nom. illeg. superfl. — *Bolboschoenus macrostachys* (Willd.) Grossh., 1928, Фл. Кавк. 1 : 145, comb. illeg.; id., 1940, Фл. Кавк., изд. 2, 2 : 18. — *B. maritimus* (L.) Palla var. *macrostachys* Willd.) Egor., 1976, во Фл. европ. части СССР, 2 : 94, p. p., quoad pl. taur., comb. illeg. — *B. maritimus* subsp. *macrostachys* Soják, 1983, Čas. Nár. Mus. (Praha), Odd. Přír., 153 : 19, comb. illeg. — *B. maritimus* auct. non (L.) Palla: Рожев., 1935, во Фл. СССР 3 :



Распространение *Bolboschoenus glaucus* в Восточной Европе.

1 — в пределах естественного ареала; *2* — местонахождения, где вид встречается как заносное растение.

36, p. p.; Привалова, 1972, в Опред. высш. раст. Крыма : 73, p. p.; Егор., 1976, во Фл. европ. части СССР, 2 : 94, p. min. p.; Барбарич, 1987, в Опред. высш. раст. Украины: 418, p. min. p.; Mosyakin a. Fedoronchuk, 1999, Vasc. Pl. Ukr., Nomencl. checklist : 20, p. min. p.

Описан из Зап. Африки (Сенегал).

Произрастает на заболоченных иловато-песчаных, обычно засоленных местах и по берегам водоемов.

Распространение. **Россия**: *Московская обл.* (Волоколамский р-н, с. Осташево, заносное), *г. Москва* (ж.-д. ст. Ховрино, заносное), *Волгоградская обл.* (по р. Волге), *Ростовская обл.* (юг), *Астраханская обл.*, *Калмыкия* (юг). **Украина**: *Одесская обл.* (юго-зап.), *Крым*. **Казахстан**: *Западно-Казахстанская обл.* (по р. Урал), *Атрауская* [бывшая Гурьевская] *обл.* (по р. Урал) (см. рисунок). — Общ. распр.: Атл. (Португалия), Центр. (Венгрия, Чехия, Словакия, Румыния) и Южн. (Испания, Италия, бывшая Югославия, Албания, Греция, Болгария) Европа; Юго-Зап. (до Пакистана включительно), Средн., Центр. (зап. и южн. Монголия; Китай: Джунгария), Южн. (Индия) и ? Юго-Вост. Азия; Сев. Америка (США: зап. и вост., заносное); Сев., Зап., Вост. и Южн. Африка.

Изученные образцы (specimina examinata). **Россия.** *Московская обл.*: Волоколамский р-н, сев. берег Рузского водохранилища у с. Осташево, 9 VII 1986, А. Щербаков (MHA). *Г. Москва*: Октябрьская ж. д., 50 м от платформы Ховрино к платформе Левобережная, болото у основания высокой ж.-д. насыпи, 20 VII 1990, В. Бочкин (MHA). *Волгоградская обл.*: Sarepta, 1838, Wanderlich (LE); там же, 1866, Becker (LE); Сталинградская обл., Камышин, 1953, № 26574, А. Былова (MOSP); Среднеахтубинский р-н, оз. Татарский затон, 17 VII 1959, Гарусина (LE), (MW); окрестности г. Волограда, по берегу р. Волги, 17 VII 1975, № 258, Е. Егорова, А. Маценко (MHA); пос. Средняя Ахтуба, у моста, 13 VIII 1991, Г. Клинкова (MHA). *Ростовская обл.*: Новочеркасск, 6 VI 1856, Pabo (LE); Северо-Кавказский край, Шахтинско-Донецкий округ, близ хутора Кастырского станицы Богоявленской, пырейно-осоковые луга, 17 VII 1927, С. Горшкова (LE); там же, между станицей Николаевской и хутором Пирожковским, прирусловая зона, 24 VIII 1927, она же. *Астраханская обл.*: Астрахань, 1866, Becker (LE); дельта р. Волги, вдоль берега поймы Хаматы, 9 VI 1915, № 86, К. Косинский (LE); там же, пойма между реками Рычой и Мушкарихой, 8 VII 1915, № 432, он же; там же, пойма между реками Большой Рычанг и Болдой, 24 VII [1915], № 596, он же; там же, р. Верхняя Быстринка, [без указания даты], С. Коржинский (LE); близ юго-западного берега оз. Баскунчак, 20 VI 1926, М. Ильин, С. Григорьев (LE); Букеевский уезд, Сламихинский р-н, в разливах оз. Балыхты, 5 VII 1926, № 197, Т. Пояркова (LE); долина р. Волги, Петропавловск, близ Владимирской пристани, 29 VIII 1926, В. Кречетович (LE); берег озера в долине р. Ахтубы у с. Золотушинского, 14 IX 1926, он же; Астраханский государственный заповедник, р. Обжоровка, 5 VI 1935, В. Белова (MW); там же, р. Быстрая, 23 VII 1965, Н. Цвелёв, Т. Колесникова (LE); Черноярский р-н, с. Ушаковка, пойма Волги, 2 VII 1967, Т. Надежина (LE); Хабалинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, 2 км к юго-западу от пос. Селитренское, 25 VIII 1993, В. Сагалаев (MHA); Красноярский р-н, с. Сеитовка, 26 VIII 1993, он же; Нариманский р-н, лиман у с. Линейного, 9 VI 1994, А. В. Попов (MHA). *Калмыкия*: Элиста, 1885, Краснов (LE); Приютинский р-н, р. Б. Мергень, 13 VII 1993, Г. Клинкова (MHA). **Украина.** *Одесская обл.*: г. Измаил, W. Besser (LE); г. Рени, с. Орловка, луг в долине р. Дунай, 28 VII 1958, Р. Черных (LE). *Крым*: Инкерман, VII 1897, № 106, С. Григорьев (LE); Коктебель, 24 VI—6 VII 1903, Гольде (LE); там же, пруд, 30 VI 1912, W. Transzchel; Байдарская долина, у р. Черной, 12 VII 1906, A. Kryshtofowicz (LE); там же, у ручья Байбары-Хайту, 2 VIII 1906, id.; там же, близ Орлиного, 24 V 1962, Б. Смирнов (MW); луга вдоль нижнего течения р. Биюк-Карасу, 17 VII 1924, М. Анисимова, Т. Цырюпа (LE); г. Симферополь, 4 VI 1926, В. Траншель (LE); Вост. Крым, р. Чалка под Эчки-Дагом, 26 VI 1929, Д. Сырейщиков (MW); там же, в 2 км от пос. Лучистого, 5 VII 1959, Е. Курченко и др. (MHA); Бахчисарайский р-н, близ с. Садова, на р. Кача, 8 VII 1968, № 485, В. Макаров (MHA); Балаклавский р-н, урочище Аязьма, 10 VI 1985, В. Васильева (MHA). **Казахстан.** *Западно-Казахстанская обл*: Уральская губерния, Букеевский уезд, Сламихинский р-н, Балыхтинские разливы, VI 1926, Т. Пояркова (LE). *Атрауская* [бывшая Гурьевская] *обл.*: Уральская губерния, Гурьевский уезд, Редутская волость, пос. Сарайчик, 28 VI 1927, З. Коровник, Т. Пояркова (LE).

Как следует из приведенных выше данных, в южных районах Восточной Европы *B. glaucus* находится на северном пределе своего естественного ареала. В центральной части этой территории (Московская обл. и окрестности г. Москвы: см. перечень изученных образцов) вид встречается, по всей вероятности, как заносное растение, о чем свидетельствует его нахождение вблизи ж.-д. полотна и водохранилища.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 03-04-49600).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Изд. 2. Баку, 1940. 284 с.

Егорова Т. В. Клубнекамыш — *Bolboschoenus* (Aschers.) Palla // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 93—96.

Егорова Т. В. Обзор подсемейств *Cyperoideae* и *Rhynchosporoideae* (*Cyperaceae*) флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. Л., 1991. Т. 28. С. 5—21.

Егорова Т. В., Татанов И. В. *Bolboschoenus glaucus* (Lam.) S. G. Smith (*Cyperaceae*) — новый вид для флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. СПб., 2002. Т. 34. С. 34—42.

Ханджян Н. С. Род *Bolboschoenus* (Asch.) Palla, Клубнекамыш // Флора Армении. Liechtenstein, 2001. Т. 10. С. 440—444.

Browning J., Gordon-Gray K. D. Studies in *Cyperaceae* in southern Africa. 21: The taxonomic significance of the achene and its embryo in *Bolboschoenus* // South. Afr. J. Bot. 1993. Vol. 59. N 3. P. 311—318.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G. Achene structure and taxonomy of North American *Bolboschoenus* (*Cyperaceae*) // Brittonia. 1995. Vol. 47. N 4. P. 433—445.

Browning J., Gordon-Gray K. D., Smith S. G., Staden J. van. *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*), with emphasis upon Africa // Nord. J. Bot. 1998. Vol. 18. N 4. P. 475—482.

Hroudová Z., Zákravský P., Jarolímová V. *Bolboschoenus glaucus* — nový druh pro Českou republiku // Preslia. 1999. Vol. 71. N 1—2. P. 27—32.

Kukkonen I. *Bolboschoenus* / Ed. by K. H. Rechinger. Flora iranica. Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge. Graz, 1998. N 173. P. 16—21.

Kukkonen I. *Bolboschoenus* / S. I. Ali, M. Qaiser (eds.). Flora of Pakistan. Karachi, 2001. Vol. 206. P. 9—12.

Lamarck J. B. A. P. de M. de. Tableau encyclopédique et méthodique des trois Règnes de la Nature. Botanique. Paris, 1791. T. 1. 496 p.

Smith S. G. New combinations in North American *Schoenoplectus, Bolboschoenus, Isolepis* and *Trichophorum* (*Cyperaceae*) // Novon. 1995. Vol. 5. P. 97—102.

Smith S. G. *Bolboschoenus* (Ascherson) Palla // Flora of North America. New York, 2002. P. 37—44.

SUMMARY

Data are given on the distribution of *Bolboschoenus glaucus* in the East Europe, where the species has been revealed for the first time. Distinctions of *B. glaucus* from *B. maritimus* in the inflorescence morphology and morphological and anatomical characters of fruits are indicated. Nomenclatural citation of *B. glaucus* and the map of the species distribution within the area under consideration are given.

УДК 582.715

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© **В. В. Бялт**

ЗАМЕТКА О *HYLOTELEPHIUM DECUMBENS* (*CRASSULACEAE*)

V. V. BYALT. NOTE ON *HYLOTELEPHIUM DECUMBENS* (*CRASSULACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Поступила 26.03.2002

Приведены доводы в пользу сохранения приоритетного названия *Hylotelephium decumbens* (Lucé) Byalt для *H. ruprechtii* (Jalas) Tzvel. (=*Sedum maximum* subsp. *ruprechtii* Jalas). Показано, что название *Hylotelephium caucasicum* (Grossh.) H. Ohba не может быть синонимизировано с *H. maximum* subsp. *ruprechtii* (Jalas) J. Dostál (=*H. decumbens*). Во-первых, оба этих таксона хорошо изолированы морфологически и географически, во-вторых, название *Hylotelephium maximum* subsp. *caucasicum* имеет приоритет в ранге подвида над *H. maximum* subsp. *ruprechtii*.

Ключевые слова: *Crassulaceae, Sedum, Hylotelephium*, приоритетное название, морфология и география.

Ранее было показано (Бялт, 1995), что *Hylotelephium ruprechtii* (Jalas) Tzvel. имеет приоритетное название — *Sedum decumbens* Lucé, и была предложена новая комбинация в роде *Hylotelephium* — *H. decumbens* (Lucé) Byalt. Однако правильность этого была подвергнута сомнению J. Jalas (1999). В своей статье он приводит ряд доводов, согласно которым *Sedum decumbens* Luce (1823) не может быть синонимом и приоритетным названием в ранге вида для *Sedum maximum* subsp. *ruprechtii* Jalas (=*Hylotelephium maximum* subsp. *ruprechtii* (Jalas) Dostál). В качестве одного из них он указывает: «порядок и конструкция описаний видов *Sedum* (всех семи) у Lucé (1823) указывает на различия между *S. decumbens* и двумя предыдущими по списку видами — *S. telephi-*

um L. и *S. maximum* (L.) Hoffm. и в связи с этим „*Sedum decumbens*" выпадает из „*telephium*" group».

Конечно, описания видов в работе J. Lucé, посвященной видам о-ва Сааремаа (прежде о-в Oesel), были даны слишком кратко и их довольно трудно сравнивать. Однако нельзя сказать, что по ним нельзя достаточно точно идентифицировать виды, приведенные в списке. Например, довольно четко определяются *Sedum telephium* (=*Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub), *S. maximum* (=*Hylotelephium maximum* (L.) Holub), *S. album* L. и *S. acre* L., с чем согласен Jalas (1999). Некоторую проблему представляет идентификация по этой работе *S. rupestre* и *S. atratum*, так как эти виды не встречаются в Прибалтике. По описанию морфологии и местообитанию («in pastures») последний вид может быть отнесен к *Sedum villosum*, изредка встречающемуся в странах Прибалтики и Белоруссии (настоящий *S. atratum* встречается только высоко в горах Средней и Южной Европы), а *S. rupestre*, возможно, тождествен виду *S. sexangulare*, довольно обычному в странах Прибалтики.

Краткость описания *S. decumbens* не делает это название недействительно обнародованным. Ведь очень многие таксоны, описанные в XVIII—XIX вв., имели столь же краткие протологи, хотя их названия широко используются ботаниками.

К сожалению, нет возможности ознакомиться с типовым образцом *S. decumbens*, так как его местонахождение, как и других гербарных образцов, собранных Lucé с о-ва Сааремаа, неизвестно (скорее всего, они не сохранились). Но даже и по такому краткому описанию все же возможно определить, что имел в виду Lucé, когда приводил в своем списке флоры о-ва Сааремаа *S. decumbens*.

Прежде всего следует учесть, что все перечисленные в этом списке виды, по-видимому, являются аборигенными, в том числе и описанный в качестве нового вида *S. decumbens*. Маловероятно, чтобы в начале XIX в. на о-ве Oesel (ныне Сааремаа) могли одичать иноземные виды толстянковых. В то же время во флоре Европы не так уж много видов *Sedum* s. l. с «яйцевидными, супротивными листьями», которые указываются Lucé для *S. decumbens*. К ним принадлежит только *S. maximum* s. l. Очень маловероятно присутствие в то время на острове других видов с названными признаками: сибирско-гималайского *Hylotelephium ewersii* (Ledeb.) H. Ohba (его упоминает Jalas в качестве возможной альтернативы) или японского *H. cauticola* (Praeger) H. Ohba. Вероятность того, что эти виды могли одичать на побережье о-ва Сааремаа в начале XIX в., была очень мала (кроме того, эти виды в то время еще не были описаны).

Что касается широко натурализующегося в настоящее время в Европе *Sedum spurium* Bieb. (=*Phedimus spurius* (Bieb.) 't Hart), то он был описан только на 14 лет ранее (Marschall von Bieberstein, 1809). К началу 1820-х годов он очень редко встречался даже в ботанических садах, не говоря уж о частных коллекциях (насколько мне известно, на о-ве Сааремаа нет и никогда не было ботанических садов). Анализ каталогов растений ботанических садов начала XIX в. (Willdenow, 1809, 1813, 1815; Balbis, 1813; Buck, 1815; Link, 1821, и др.) показывает, что набор видов толстянковых, культивируемых в открытом грунте, в то время был очень скуден, а частные коллекции также не отличались большим их разнообразием.

Основываясь на приведенных выше соображениях и анализируя указанные в работе Lucé сведения, мы считаем возможным отождествить *S. decumbens* с описанным позднее видом *Hylotelephium ruprechtii* (=*Sedum maximum* subsp. *ruprechtii*), у которого листья плоские, яйцевидные, обычно супротивные, а стебли в основании полегающие или приподнимающиеся и который довольно часто встречается среди камней и на галечнике вдоль побережья Балтийского моря.

Кроме того, во «Флоре Балтийских республик» (Крааль и др., 1996) *S. decumbens* был отнесен в синонимы к *Sedum telephium* L., что косвенно подтверждает принадлежность его к «*telephium* group», т. е., по современным представлениям, к роду *Hylotelephium* (а не к *Sedum* s. str.).

Что касается таксономического ранга *S. decumbens*, то, с моей точки зрения, принципиальной разницы у растений между «мелким» видом и подвидом нет. Как известно, и вид, и подвид (в отличие от разновидности и формы) должны иметь и ряд определенных дифференцирующих морфологических признаков, и собственный ареал. Поэтому выбор названия между подвидом и видом каждый исследователь делает сам и достаточно субъективно, в зависимости от собственных знаний, опыта и интуиции. Есть исследователи, которые не признают в качестве вида *Hylotelephium maximum* (L.) Holub, считая его синонимом линнеевского *H. telephium* (L.) H. Ohba (Ohba, 1977; H. Ohba, K. T. Fu, 2002, и др.). Напротив, другие авторы пытались разделить *S. maximum* не менее чем на десяток самостоятельных видов (Jordan, Fourreau, 1866, и др.). Поэтому принятый мною ранг вида для *H. maximum* subsp. *ruprechtii* (вслед за Омельчук-Мякушко, 1978; Цвелёвым, 1993, и др.) мне не кажется такой «ужасной мерой» («hazardous mesure»), как считает Jalas (1999). В этом же случае правильным названием данного таксона в ранге вида должно быть *H. decumbens*, а не *H. ruprechtii*, следуя правилам приоритета.

Кроме того, Jalas (1999) впервые поместил в синонимы к своему подвиду — *H. maximum* subsp. *ruprechtii* (Jalas) Dostál кавказский *S. caucasicum* (*H. caucasicum* (Grossh.) H. Ohba). Однако в этом случае для *H. maximum* subsp. *ruprechtii* приоритетно название *S. maximum* subsp. *caucasicum* Grossh. (Гроссгейм, 1930). По-видимому, Jalas не видел 1-е издание «Флоры Кавказа» (Гроссгейм, 1930), в котором ясно указано, что А. А. Гроссгейм описал именно новый подвид, а не разновидность.

По моему мнению, кавказский горный вид *Hylotelephium caucasicum* не следует объединять с равнинным — *H. decumbens* (*H. maximum* subsp. *ruprechtii*), так как между ними имеются морфологические отличия. У *H. caucasicum* стебли обычно довольно толстые, прямостоячие, листья всегда супротивные, почти стеблеобъемлющие, обычно шире своей длины (из-за чего выглядят почти округло-треугольными), лепестки зеленовато-белые, без розового оттенка и т. д., тогда как у *H. decumbens* стебли обычно слабые, восходящие (что связано с их меньшим одревеснением, чем у *H. caucasicum* и *H. maximum*), листья округло-яйцевидные, не стеблеобъемлющие, под соцветием обычно очередные, всегда длиннее своей ширины, лепестки белые, иногда с розоватыми верхушками. Самостоятельность этого вида подтверждается и разными числами хромосом: 2n = 24 у *H. caucasicum* (Sadlo, Stepankova, 1999) и 2n = 48 у *S. ruprechtii* (Jalas, 1954; Jalas, Ronko, 1960).

Благодарности

Исследование выполнено в рамках «Программы поддержки ведущих научных школ» (проект № 00-15-91818).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бялт В. В. О приоритетном названии для *Hylotelephium ruprechtii* (*Crassulaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 11. С. 34—36.

Гроссгейм А. А. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Кавказа. Тифлис, 1930. Т. 2. С. 225—233.

Крааль Х., Плотниеце М., Гуджинскас З. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора Балтийских Республик. Тарту, 1996. Т. 2. С. 26—29.

Омельчук-Мякушко Т. Я. Секция *Telephium* S. F. рода *Sedum* L. на Украине // Новости сист. высш. и низш. раст. Киев, 1978. Т. 1977. С. 122—125.

Цвелёв Н. Н. Заметки о некоторых видах Восточной Европы // Новости сист. высш. раст. СПб., 1993. Т. 29. С. 134—142.

Balbis J. B. Catalogus stirpium horti academici Taurinensis ad annuum MDCCCXIII. Augustae Taurinorum, 1813. 85 p.

Marschall von Bieberstein F. A. Flora Taurico-Caucasica. Charoviae: Typis academicis, 1809. Vol. 1. vi + 428 p.

Buck P. Hortus Orloviensis; or a Catalogue of plants cultivated in the Island of Orloff near St. Petersburg. London, 1815. 1—72 p.

Jalas J. Atlas florae Europaeae. 14. Nomenclatural adjustments in *Hylotelephium* (*Crassulaceae*) and new combinations in *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) // Ann. Bot. Fenn. 1999. Vol. 36. P. 9—10.

Jalas J. Populationsstudien an *Sedum telephium* L. in Finnland // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo». 1954. T. 26. N 3. P. 1—47.

Jalas J., Ronko M. T. A contribution to the cytotaxonomy of the *Sedum telephium* group // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. «Vanamo», 1960. T. 14. N 2. P. 112—116.

Jordan A., Fourreau J. Fam. *Crassulaceae* DC. // Icones ad Floram Europae novo fundamento instausanda spectante. Parisiis, 1866. Vol. 1. Fasc. 1—2. P. 32—55.

Link J. F. H. Enumeratio plantarum Horti Regii Botanici Berolinensis altera. Berolini, 1821. T. 1. 464 p.

Lucé J. W. L. von. Topographischer Nachrichten von der Insel Oesel, in medicinischer und Economische hinsicht. Prodromus Florae Osiliensis. Riga, 1823. 382 S.

Ohba H. The taxonomic status of *Sedum telephium* and its allied species (*Crassulaceae*) // Bot. Mag. Tokyo. 1977. Vol. 90. N 1017. P. 41—56. En. (Lat., Jap.).

Ohba H., Fu K. T. Fam. *Crassulaceae* DC. // Wu Z. Y., Raven P. H. (eds.) Flora of China. Beijing, St. Louis, 2002. Vol. 8. P. 202—268.

Sadlo J., Stepankova J. Sedum caucasicum — a new species for Turkey // Preslia, 1999. Vol. 71. P. 37—40.

Willdenow C. L. von. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis. Berolini, 1809. Vol. 1—2. 1—1096 p.

Willdenow C. L. von. Enumeratio plantarum horti regii botanici berolinensis. Supplementum. Berolini, 1813. 70 p.

Willdenow C. L. von. Verzeichniss der auf den Friedländschen gütern cultiviren gewaechse. Nebst einen beitrage zur Flora der Mittelmark. Dritte Auflage. 1815. 60 S.

SUMMARY

Arguments are given for the priority of *Sedum decumbens* Luce (the basyonym of *Hylotelephium decumbens* (Luce) Byalt) instead of *H. ruprechtii* (Jalas) Tzvel. (*Sedum maximum* subsp. *ruprechtii* Jalas). *H. caucasicum* (Grossh.) Ohba is shown to be not a synonym of *H. maximum* subsp. *ruprechtii* (Jalas) Dostal (=*H. decumbens*). The two taxa are well isolated both morphologically and geographically, and besides, *H. maximum* subsp. *caucasicum* is the priority name for *H. maximum* subsp. *ruprechtii* at the rank of subspecies.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.29(479)

© О. В. Блинкова,[1] И. Н. Урбанавичене,[2] Г. П. Урбанавичюс[3]

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ЛИШАЙНИКОВ С КАВКАЗА (ТЕБЕРДИНСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)

O. V. BLINKOVA, I. N. URBANAVICHENE, G. P. URBANAVICHUS. NEW AND RARE LICHEN SPECIES FROM THE CAUCASUS (TEBERDINSKY NATURE RESERVE)

[1] МГУ им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, кафедра геоботаники
119899 Москва, Воробьевы горы
E-mail: blinok@mail.ru
[2] Байкальский государственный природный биосферный заповедник
671120 Бурятия, Кабанский р-н, пос. Танхой
E-mail: bainr@burnet.ru
[3] Полярно-Альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН
184256 Мурманская обл., Кировск-6
E-mail: urban@aprec.ru

Поступила 25.12.2002

Приведены данные о 21 виде лишайников из Тебердинского заповедника (Карачаево-Черкесская Республика, Северный Кавказ), из которых 12 являются новыми для Кавказа (*Absconditella lignicola, Cliostomum leprosum, Fuscopannaria mediterranea, Lecanora fuscescens, Micarea bauschiana, Placynthiella icmalea, Pseudephebe minuscula, Pycnora praestabilis, Rinodina cacuminum, Scoliciosporum chlorococcum, Xanthoria ectaneoides, Xylographa vitiligo*), 4 — новые для Северного Кавказа (*Lecanora intumescens, L. subcarpinea, L. leptyrodes, Verrucaria dolosa*).

Ключевые слова: флористические находки, лишайники, Северный Кавказ.

Обработка коллекции лишайников, собранных одним из авторов на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (ТГПБЗ), позволила выявить виды, ранее не указываемые или известные по единичным находкам на Северном Кавказе или Кавказе в целом. Тебердинский заповедник расположен в пределах Карачаево-Черкесской Республики на северном макросклоне Главного Кавказского хребта и его отрогов и занимает площадь 84 996 га. Координаты центральной части заповедника — 43°27′ с. ш., 41°41′ в. д. По схеме флористического районирования (Меницкий, 1991) исследуемая территория относится к Западному Кавказу, Уруп-Тебердинскому р-ну. Климат Тебердинской долины умеренно теплый, с прохладным летом, мягкой зимой и обильными осадками. Средняя температура лета составляет +14.5°, а зимы — –2 °С. Основные горные породы, слагающие хребты на территории заповедника, — докембрийские граниты, гнейсы, амфиболиты, кристаллические и хлоритовые сланцы. Территория заповедника — типично высокогорная местность. Литологические различия разных частей заповедника в сочетании с влиянием древнего оледенения, нивальных процессов, водной и лавинной эрозии способствовали формированию сложного рельефа. Сильно расчлененный рельеф с перепадом абсолютных высот от 1260 до 4046 м обусловливает разнообразие природных условий и растительного мира заповедника. На его территории господствуют леса (36 % площади), обширные пространства занимают луга (28 %), скалы, россыпи и осыпи (26 %), ледники (10 %).

Сборы лишайников проведены О. В. Блинковой во всех поясах в июле 2000 г., июле 2001 г. и августе 2002 г. Определение лишайников осуществлялось стандартными методами (Окснер, 1974). Номенклатура таксонов дана в основном согласно T. Esslinger, R. Egan (1995) и R. Santesson (1993). Виды, впервые указываемые для Северного Кавказа, отмечены звездочкой, для Кавказа — двумя звездочками. Образцы перечисленных видов хранятся в гербарии Полярно-Альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН, г. Кировск, Мурманская обл. (KPABG); дубликаты образцов видов, новых для Кавказа, переданы на хранение в Гербарий Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в Санкт-Петербурге (LE).

***Absconditella lignicola* Vězda et Pišut — ущелье Гоначхир, 2000 м над ур. м., пихтовый лес, на гнилой древесине, 19 VIII 2002. Евроамериканский бореальный вид, редко встречаемый, но, вероятно, широко распространенный в европейской части России (Северный Урал, Республика Карелия, Ленинградская и Нижегородская области, Республика Татарстан).

Caloplaca herbidella (Hue) H. Magn. — ущелье Гоначхир, 2000 м над ур. м., пихтовый лес, на коре рябины, пихты, 19 VIII 2002; там же, 1500 м над ур. м., кленово-пихтовый лес, на коре клена, 20 VIII 2002; слияние рек Хаджибей и Бадук, 1500 м над ур. м., пихтовый лес с примесью бука, на коре бука, 22 VIII 2002. Редкий вид, известный главным образом из приокеанических и горных районов Европы, Северной Америки. Входит в сообщество Lobarion pulmonariae, обычно приуроченное к старовозрастным лесам с условиями постоянно высокой влажности воздуха. Недавно указан с Северного Кавказа из Республики Адыгея (Otte, 2001). Настоящая находка, вероятно, вторая в европейской части России.

***Cliostomum leprosum* (Räsänen) Holien et Tønsberg — ущелье Хутый, 1500 м над ур. м., пихтовый лес, берег реки, на коре пихты, 13 VIII 2002. Редкий бореальный вид, для России указывался из Республик Карелия и Коми. За пределами России известен из Северной Европы и Канады.

***Fuscopannaria mediterranea* (TAV.) P. M. Jørg. — ущелье Назалыкол, 2000 м над ур. м., лесной пояс, на мхах и растительных остатках на камне, 27 VII 2001. Малоизвестный горно-океанический вид со значительными дизъюнкциями (Европа, США, Аргентина, Чили). Известен в России из Республики Карелия.

***Lecanora fuscescens* (Sommerf.) Nyl. — ущелье Хутый, 1700 м над ур. м., пихтовый лес с примесью бука, на коре бука, 13 VIII 2002. Широко распространенный вид в северной Голарктике, в южных районах встречается в горах.

**L. intumescens* (Rebent.) Rabenh. — ущелье Хутый, 2000 м над ур. м., кленово-буковый лес, на коре клена, 13 VIII 2002. Известен с Кавказа из Азербайджана и Грузии (Бархалов, 1983).

**L. leptyrodes* (Nyl.) Degel. — ущелье Гоначхир, 2000 м над ур. м., пихтовый лес, на коре пихты, 19 VIII 2002; там же, 1500 м над ур. м., кленово-пихтовый лес, на коре пихты, 20 VIII 2002. Известен с Кавказа из Грузии (Бархалов, 1983).

**L. subcarpinea* Szatala (=*Lecanora nemoralis* Makar.) — ущелье Гоначхир, 1500 м над ур. м., кленово-пихтовый лес, на коре пихты, клена, 20 VIII 2002. Известен с Кавказа из Азербайджана (Новрузов, 1990).

Lecidea promiscens Nyl. — ущелье Джамагат, 2400 м над ур. м., криволесье, на камне, 30 VII 2001. Редко встречаемый биполярный высокогорно-арктический вид, ранее известен с Кавказа из Теберды (Бархалов, 1983).

Leptogium hildenbrandii Nyl. — ущелье Хутый, 2000 м над ур. м., кленово-буковый лес, на коре, 13 VIII 2002. Редкий вид внесен в Красную книгу РСФСР (1988). Ранее был известен с Северного Кавказа из Северной Осетии (Бархалов, 1983) и Республики Адыгея (Otte, 2001).

***Micarea bauschiana* (Körb.) V. Wirth et Vězda — ущелье Джамагат, 2000 м над ур. м., сосновый лес, на древесине сосны, 27 VII 2001. Редкий евроамериканский вид. Данная находка является второй для лихенофлоры России.

Parmelia submontana Nádv. ex Hale — ущелье Аманауз, 1500 м над ур. м., буково-кленовый лес, на коре бука, 16 VIII 2002. Второе местонахождение в России, ранее впервые указан с Северного Кавказа из Республики Адыгея (Otte, 2001).

***Placynthiella icmalea* (Ach.) Coppins et P. James — ущелье Бадук, 1650 м над ур. м., пихтовый лес, на древесине трухлявого пня, 26 VII 2000. Широко распространенный, но редко встречаемый бореальный лишайник.

***Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw. — ущелье Хутый, 2500 м над ур. м., пестроовсянницевый луг, на вершине большого валуна, 14 VIII 2002; ущелье Гоначхир, 2400 м над ур. м., берег озера, на скале, 19 VIII 2002. Широко распространенный биполярный высокогорно-полярный вид, отличается от близкого вида *Pseudephebe pubescens* более короткими междоузлиями.

***Pycnora praestabilis* (Nyl.) Hafellner — ущелье М. Хатипара, 2000 м над ур. м., сосновый лес, на древесине сосны, 24 VIII 2000. Малоизвестный, но, вероятно, широко распространенный в европейской части России бореальный вид.

***Rinodina cacuminum* (Th. Fr.) Malme — ущелье М. Хатипара, 2200 м над ур. м., березовое криволесье, на граните, 27 VII 2000; ущелье Хутый, 2050 м над ур. м., каменистая осыпь вдоль берега реки, на валунах, 13 VIII 2002; ущелье Гоначхир, 2400 м над ур. м., на небольшой скале на берегу озера, 19 VIII 2002. Нитрофильный лишайник, предпочитающий местообитания, часто посещаемые птицами.

***Scoliciosporum chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda — ущелье Аманауз, 1500 м над ур. м., пихтовый лес с примесью бука, на гнилой пихте, 16 VIII 2002. Широко распространенный вид, устойчивый к атмосферному загрязнению; редко встречается при отсутствии атмосферного загрязнения в малонарушенных лесах.

Usnea prostrata Vain. ex Räsänen — ущелье Гоначхир, 1500 м над ур. м., кленово-пихтовый лес, на коре клена, 20 VIII 2002. Редкий в России вид, известен только с Кавказа (Голубкова, 1996).

**Verrucaria dolosa* Hepp — ущелье Гоначхир, 2000 м над ур. м., пихтовый лес, на камне, 20 VIII 2002. На Кавказе известен из Азербайджана как *Verrucaria floerkeana* Dalla Torre et Sarnth. (Новрузов, 1990).

***Xanthoria ectaneoides* (Nyl.) Zahlbr. — ущелье Назалыкол, 2200 м над ур. м., на камнях около озера, 31 VII 2001; ущелье Гоначхир, 2400 м над ур. м., скальные выходы на богатом высокотравном лугу у озера, на камне, 19 VIII 2002. Нечасто указываемый, трудно определяемый вид, вероятно, с дизъюнктивным древнесредиземноморским типом ареала. Отличается от близкого вида *X. parietina* более узкими, черепитчато налегающими лопастями.

***Xylographa vitiligo* (Ach.) J. R. Laundon — ущелье Гоначхир, 2000 м над ур. м., пихтовый лес, на старой обветренной древесине пихты, 19 VIII 2002; ущелье Аманауз, 1500 м над ур. м., пихтово-буковый лес, на гнилой древесине, 13 VIII 2002. Бореальный голарктический вид. Стерильный соредиозный лишайник, довольно легко определяемый, однако часто пропускаемый во время сборов.

Полученные результаты показывают, что флора лишайников Северного Кавказа является близкой к флоре Европы. В изучаемом регионе довольно много редких видов по сравнению с остальной частью Европы, что связано, вероятно, с состоянием экосистем, сохраняемых в Тебердинском биосферном заповеднике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бархалов Ш. О. Флора лишайников Кавказа. Баку, 1983. 338 с.

Голубкова Н. С. *Usnea* // Определитель лишайников России. Вып. 6. Алекториевые, Пармелиевые, Стереокаулоновые. СПб., 1996. С. 62—107.

Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. М., 1988. 590 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Новрузов В. С. Флорогенетический анализ лишайников Большого Кавказа и вопросы их охраны (в пределах Азербайджана). Баку, 1990. 324 с.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. 284 с.

Esslinger T. L., Egan R. S. A sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada // Bryologist. 1995. Vol. 98. N 4. P. 467—549.

Otte V. Flechten und Moose im Gebiet des Bolschoi Tchatsch (NW—Kaukasus) — eine erste Übersicht, ergänzt durch einige von D. Benkert bestimmte *Pezizales* // Feddes Repertorium. 2001. Bd 112. N 7—8. S. 565—582.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Lund: SBT-forlaget, 1993. 240 p.

SUMMARY

21 lichen species are reported from the Caucasus (Teberdinsky Nature Reserve, Karachaevo-Cherkesskaya Republic). *Absconditella lignicola, Cliostomum leprosum, Fuscopannaria mediterranea, Lecanora fuscescens, Micarea bauschiana, Placynthiella icmalea, Pseudephebe minuscula, Pycnora praestabilis, Rinodina cacuminum, Scoliciosporum chlorococcum, Xanthoria ectaneoides* and *Xylographa vitiligo* are new to the Caucasus. *Lecanora intumescens, L. subcarpinea, L. leptyrodes* and *Verrucaria dolosa* are new to the Northern Caucasus.

УДК 581.9

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Ю. П. Федотов, О. И. Евстигнеев

НАХОДКИ РЕДКИХ ВИДОВ ОРХИДНЫХ (*ORCHIDACEAE*) В БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

YU. P. FEDOTOV, O. I. EVSTIGNEEV. RECORDS OF RARE SPECIES OF ORCHIDS (*ORCHIDACEAE*) IN BRYANSK REGION

Государственный биосферный заповедник «Брянский лес»
242180 Брянская обл., Суземский р-н, ст. Нерусса
Тел. (08353) 9-57-74
E-mail: zapole@online.debryansk.ru

Поступила 30.10.2002
Окончательный вариант получен 22.04.2003

Приведены сведения о новых местонахождениях *Cephalanthera longifolia, C. rubra, Cypripedium calceolus, C. macranthon, Herminium monorchis, Listera cordata* в Брянской обл.

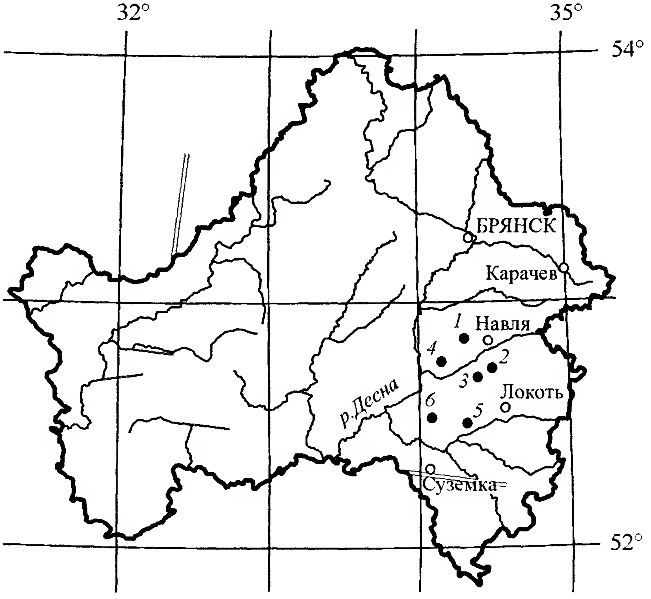
Ключевые слова: *Orchidaceae*, флористические находки, Брянская обл.

Видовому составу сем. *Orchidaceae* в Брянской обл. посвящен ряд работ (Босек, 1985; Федотов, Евстигнеев, 1998). Настоящее сообщение дополняет эти сведения новыми данными о распространении орхидных в лесных ландшафтах левобережья Десны (левый приток р. Днепр), известного под топонимом Брянский лес (БЛ). Этот лесной массив, протяженностью около 180 км и шириной 30—40 км, простирается с севера на юг через всю область, занимает широкую долину Десны и прилегающие моренно-зандровые местности низменного левобережья. На востоке БЛ граничит с ландшафтами Среднерусской возвышенности (примерно по линии Карачев—Навля—Локоть—Суземка). Латинские названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch — Европейско-средиземноморский лесной вид, занесенный в Красную книгу РСФСР (1988). Для БЛ ранее был указан без конкретных местонахождений в Карачижско-Крыловском лесничестве Брянского р-на, а также в окрестностях пос. Навля и с. Пролысово Навлинского р-на (Редкие..., 1982). Нами в 1998—2002 гг. отмечены новые местонахождения: в 4.5 и 5 км к югу и юго-западу от ст. Клюковники; в 0.5 к востоку, 1 км к северо-западу и 1.5 км к северу от дер. Глубокие Лужи; в 5 км к юго-востоку от д. Думча; в 3 км к северу, 4 км к северо-востоку и 3 км к востоку от д. Салтановка (см. рисунок, *1*).

Выявленные местонахождения образуют компактный участок массового распространения вида в регионе общей площадью примерно 50 тыс. га и удаленностью между крайними точками около 15—20 км. Численность растений в отдельных местонахождениях колеблется в пределах от десятков до тысяч особей, число вегетирующих растений достигает 12—15 особей на 1 $м^2$, а занимаемая площадь до 2—3 га. Местонахождения приурочены к светлым сосновым, осиновым и березовым лесам с близким залеганием карбонатных пород. Растет совместно с *Convallaria majalis* L., *Genista tinctoria* L., *Lycopodium clavatum* L., *Melica nutans* L., *Orthilia secunda* (L.) House, *Pyrola rotundifolia* L., *Rubux saxatilis* L., *Trifolium alpestre* L. и др.

Cephalanthera rubra (L.) Rich. — Европейско-средиземноморский лесной вид, занесенный в Красную книгу РСФСР (1988). В БЛ ранее отмечен в заповеднике «Брянский лес» (Федотов, Евстигнеев, 1999), а также указан без конкретных местонахождений в Карачижско-Крыловском, Дятьковском, Фокинском лесничествах Брянского и Дятьковского районов (Редкие..., 1982). Новое местонахождение из 6 вегетирующих особей обнаружено 1 VIII 2002 в 3 км к северу от дер. Дубровка в пределах 64-го квартала Борщевского лесничества Навлинского р-на. Растет в елово-широколиственном лесу по долине р. Гбень (см. рисунок, *2*). В разреженном травяном ярусе



Местонахождения *Cephalanthera longifolia* (*1*), *C. rubra* (*2*), *Cypripedium calceolus* (*3*), *C. macranthon* (*4*), *Herminium monorchis* (*5*), *Listera cordata* (*6*) в Брянской обл.

представлены *Aegopodium podagraria* L., *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Carex montana* L., *Convallaria majalis*, *Geum urbanum* L., *Mercurialis perennis* L., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Rubus saxatilis* и др.

Cypripedium calceolus L. — Циркумбореальный лесной вид, занесенный в Красную книгу РСФСР (1988). В БЛ ранее отмечен в заповеднике «Брянский лес», в ландшафтном заказнике Максимовский (Евстигнеев, Федотов, 2000), в окрестностях с. Пролысово Навлинского р-на (Тихомиров, Харитонцев, 1984), а также без конкретных местонахождений в Карачижско-Крыловском лесничестве Брянского р-на и в окрестностях пос. Алтухово Навлинского р-на (Редкие..., 1982). Нами найдены новые местонахождения этого растения в Навлинском р-не. Одно из них отмечено 9 VI 1998 в 5 км к северу от с. Пролысово в пределах 39-го квартала Гаваньского лесничества. Куртина из 20 растений обнаружена в светлой плакорной дубраве. В травяном ярусе представлены *Carex montana*, *Convallaria majalis*, *Laserpitium latifolium* L., *Lilium martagon* L., *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce, *Ranunculus polyanthemos* L., *Serratula tinctoria* L., *Stachys officinalis* (L.) Trevis., *Trifolium alpestre* и др. Другие местонахождения отмечены 19 VI 2002 в 12—13 км к юго-западу от пос. Навля. Они расположены в Алтуховском лесничестве недалеко друг от друга (1—1.5 км): 3 особи в приручьевом ельнике (26 квартал), 3 особи в осиннике с елью на границе с низинным болотом (49-й квартал), 17 особей в елово-березовом болотном редколесье (39-й квартал) (см. рисунок, *3*). В болотном разнотравье совместно с *Cypripedium calceolus* произрастают *Carex appropinquata* Schum., *Crepis paludosa* (L.) Moench., *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Listera ovata* (L.) R. Br., *Thelypteris palustris* Schott и др. В моховом покрове преобладают *Climacium dendroides* и виды рода *Mnium*.

Cypripedium macranthon Sw. — Восточноевропейско-азиатский лесной вид, включенный в Красную книгу РСФСР (1988). В БЛ ранее отмечен в Навлинском р-не (Тихомиров, Харитонцев, 1984). Нами обнаружено 2 новых местонахождения вида в 4—5 км к юго-западу от дер. Сосновское в пределах Салтановского лесничества Навлинского р-на. Они расположены на расстоянии около 1 км друг от друга (см. рисунок, *4*). Первое из них найдено 11 VI 2001 в 28-м квартале: куртина из 20 растений (из которых 12 цвело) отмечена в плакорной разнотравно-ландышевой дубраве. Совместно произрастают *Carex montana*, *Digitalis grandiflora* Mill., *Laserpitium latifolium*, *Lilium martagon*, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Potentilla alba* L., *Ranunculus polyanthemos*, *Serratula tinctoria*, *Stachys officinalis* и др. Второе местонахождение отмечено 12 VI 2002 в 29-м квартале: куртина из 4 вегетирующих побегов растет в березняке лещиновом. В травяном ярусе представлены *Carex montana, Laserpitium latifolium, Lilium martagon, Neottia nidus-avis, Sanicula europaea* L. и др.

Herminium monorchis (L.) R. Br. — Европейско-азиатский лугово-болотный вид. Включен в список охраняемых растений Брянской обл. В БЛ ранее отмечен в Выгоничском р-не (Тихомиров, Харитонцев, 1984). Нами 12 VII 2001 найдена одна особь в 0.3 км к западу от с. Хутор Холмечский Брасовского р-на (см. рисунок, *5*). Сообщество — заболоченный луг, поросший редкими деревьями березы пушистой и кустами *Salix cinerea* L., *S. myrsinifolia* Salisb. В травяном ярусе представлены *Carex nigra* (L.) Reichard, *Comarum palustre* L., *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó, *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Lysimachia vulgaris*, *Succisa pratensis* Moench и др.

Listera cordata (L.) R. Br. — Циркумбореальный лесо-болотный вид, включенный в число охраняемых растений Брянской обл. Ранее был указан без конкретных местонахождений для Навлинского и Трубчевского районов (Редкие..., 1982). Нами найден 5 VI 2000 в 117-м квартале заповедника «Брянский лес». Около 100 особей растет на площади 300 м² в заболоченном ельнике (см. рисунок, *6*). В травяном ярусе совместно произрастают *Carex disperma* Dew., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Crepis paludosa*, *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Listera ovata*, *Naumburgia thyrsi-*

flora (L.) Reichenb., *Pyrola minor* L., *Thelypteris palustris* и др. Моховой покров образуют *Climacium dendroides, Mnium rugicum, Sphagnum palustre, S. squarrosum.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Босек П. З. О распространении видов семейства *Orchidaceae* в Брянской области // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 8. С. 1097—1100.

Евстигнеев О. И., Федотов Ю. П. Редкие растения // Природа Неруссо-Деснянского Полесья Брянской области. Редкие растения. Брянск, 2000. С. 25—148.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Редкие и охраняемые животные и растения Брянской области. Брянск, 1982. 206 с.

Тихомиров В. Н., Харитонцев Б. С. Новые данные о флоре левобережья реки Десны в пределах Брянской области // Биол. науки. 1984. № 8. С. 73—76.

Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Орхидные (*Orchidaceae*) Неруссо-Деснянского Полесья (Брянская область) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 7. С. 143—146.

Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Сосудистые растения заповедника «Брянский лес» (аннотированный список видов). Флора и фауна заповедников. Вып. 79. М., 1999. 69 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

The information about new localities of rare species of orchids (*Cephalanthera longifolia, C. rubra, Cypripedium calceolus, C. macranthon, Herminium monorchis, Listera cordata*) in Bryansk Region is presented.

УДК 581.9(571.55) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© О. А. Попова, Н. К. Кириллова, Е. А. Андриевская

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЧИТИНСКОЙ ОБЛАСТИ

O. A. POPOVA, N. K. KIRILLOVA, E. A. ANDRIEVSKAYA. FLORISTIC RECORDS IN CHITA REGION

Забайкальский государственный педагогический университет
672007 Чита, ул. Бабушкина, 129
Факс (3022) 26-73-17
E-mail: konstantinov@zgpumail.chita.ru

Поступила 05.03.2003
Окончательный вариант получен 29.04.2003

Приведены сведения о местонахождениях нового (*Lilium pilosiusculum*) и 8 редких видов цветковых растений для флоры Читинской области.

Ключевые слова: флористические находки, Читинская обл.

Во время флористических исследований, которые проводились в 2002 г. в Красночикойском р-не, расположенном на юго-западе Читинской обл., нами были обнаружены новый для области вид и новые местонахождения 8 редких видов. Названия приводимых ниже растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Гербарные образцы найденных в Красночикойском р-не растений хранятся в Гербарии кафедры ботаники Забайкальского государственного педагогического университета, дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Aquilegia viridiflora Pall. Горно-степной, восточноазиатский вид. В Читинской обл. растет на каменистых степных склонах в ее юго-восточной части. Нами *A. viridiflora* найдена в юго-западной части области в несколько необычных для этого вида условиях на высоте около 2000 м: Красночикойский р-н, окр. с. Конкино, россыпь Монастырская, среди небольших валунов и камней, 11 VI 2002, цв., Н. Кириллова, О. Попова.

Artemisia rutifolia Steph. ex Sprengl. Горно-степной, центральноазиатский вид. Изредка встречается на юге Бурятии и в Туве в горных степях, на каменистых склонах и осыпях. В Читинской обл. (Дулепова и др., 1989) была найдена небольшая популяция вида (не более 50 особей) в Кыринском р-не, в окрестностях рудника Хапчеранга в долине р. Тыринка, на высокой скале. Нами *A. rutifolia* обнаружена в Красночикойском р-не на каменистых склонах левого берега р. Чикой от с. Жиндо до Усть-Урлука в нескольких пунктах: Междуутесы, Плиты, Стрелка, 22 VII 2002, вег., Н. Кириллова, О. Попова.

Calipso bulbosa (L.) Oakes. Темнохвойно-лесной евразиатский вид. В Читинской обл. было известно единственное местонахождение *C. bulbosa* в Агинском Бурятском автономном округе. Нами была найдена значительная популяция этого вида в Красночикойском р-не: окрестности с. Жиндо, падь Волчья, грушанковый березняк, 20 V 2002, цв., О. Попова, Н. Кириллова, Е. Андриевская. В данном месте на площади около 50 м^2 цвело более 50 растений. Ближайшие местонахождения *C. bulbosa* находятся в Бурятии, в долинах рек Большой, Давши, Таркулика, которые стекают с хребтов Баргузин и Хамар-Дабан.

Isatis oblongata DC. Горно-степной, южносибирский вид. Восточная граница распространения этого растения проходит в Бурятии, где оно растет на каменистых россыпях, галечниках и в песчаных речных поймах. В Читинской обл. было отмечено только одно местонахождение вида — в Чернышевском р-не, между падями Шаракундуем и Аредой (Рыбинская, 1994). Нами было найдено несколько экземпляров *I. oblongata* в Красночикойском р-не: окр. с. Жиндо, левый берег р. Чикой, на степном склоне, 20 VII 2002, пл., Н. Кириллова, О. Попова.

Lilium pilosiusculum (Freyn) Miscz. Широко распространен в Западной и Восточной Сибири и в Северной Монголии. По данным Н. В. Власовой (1987), восточная граница его распространения проходит в Бурятии и Якутии. Для Читинской обл. приводится впервые: Красночикойский р-н, окрестности с. Жиндо, правый берег р. Чикой, падь Крутая, сырой разнотравный луг, 20 VII 2002, цв., Н. Кириллова, О. Попова.

Mitella nuda L. Темнохвойно-лесной, американо-азиатский вид. В Читинской обл. был известен только в Каларском р-не в 21 км от пос. Чара. Нами *M. nuda* найдена в юго-западной части области, в Красночикойском р-не: около с. Жиндокон, падь Конкино, зеленомошный лес, около ручья, 25 VI 2002, цв., Н. Кириллова, О. Попова. Ближайшее местонахождение отмечено в Монголии, в Хэнтейском ботанико-географическом р-не (Грубов, 1982).

Orchis militaris L. Светлохвойно-лесной евросибирский вид. В Читинской обл. был известен только в Газимуро-Заводском р-не у с. Ямкун (Иванова, 1987). Немногочисленные особи этого вида обнаружены нами в Красночикойском р-не: окр. с. Жиндо, пади Хлебная и Волчья, на опушках березового леса, 10 VI 2002, цв., Н. Кириллова, О. Попова. Ближайшие местонахождения *O. militaris* находятся в Монголии, в Монгольско-Даурском ботанико-географическом р-не (Грубов, 1982) и в Бурятии, в бассейнах рек Селенги, Джиды, Кудары и Тугная. Таким образом, это второе местонахождение вида, найденное восточнее Бурятии. В пади Волчьей, кроме *O. militaris*, растет еще 5 видов сем. *Orchidaceae*: *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Tulotis fuscescens* (L.) Czer., *Cypripedium macranthon* Sw., *C. guttatum* Sw.

Rhamnus erythroxylon Pall. Горно-степной кустарник, встречающийся на юге Бурятии в долинах рек Селенга и Чикой и в Монголии. В Читинской обл. было отмечено только одно местонахождение этого вида: в Петровск-Забайкальском р-не около пос. Алентуй (Байков, 1996). Нами несколько кустов *R. erythroxylon* были найдены в Красночикойском р-не: окр. с. Жиндо, левый берег р. Чикой, на крутом каменисто-щебнистом степном склоне, 20 VII 2002, пл., Н. Кириллова, О. Попова.

Viola collina Bess. Прибореальный евразиатский вид. В Читинской обл. растения этого вида были собраны только однажды Г. А. Пешковой в окр. г. Нерчинска, у с. Верхние Ключи. Нами *V. collina* была собрана в Красночикойском р-не: около с. Жиндо, пади Агуй, Конкино, березовый лес, заросли кустарников, 20 V 2002, пл., О. Попова. Ближайшее местонахождение *V. collina* находится в Бурятии, на р. Кынгарка и около пос. Улябор в Тункинской долине (Зуев, 1996).

Благодарности

Авторы признательны Л. В. Аверьянову и В. В. Никитину за проверку определения некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байков К. С. Rhamnaceae — Крушиновые // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 63—65.

Власова Н. В. Lilium L. — Лилия // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. [Т. 4]. С. 96—99.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 440 с.

Дулепова Б. И., Попова О. А., Уманская Н. В., Якимова Е. П. Находка *Artemisia rutifolia* в Восточном Забайкалье // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 116.

Зуев В. В. Viola L. — Фиалка // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 10. С. 82—101.

Иванова Е. В. Сем. *Orchidaceae* — Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. [Т. 4]. С. 125—145.

Рыбинская Е. В. Isatis L. — Вайда // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 91—93.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Data are given on the localities of 9 species of flowering plants new and rare to the flora of Chita Region.

УДК 581.9(571.621)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© **Т. А. Рубцова,[1] Л. А. Антонова,[2] В. М. Старченко[3]**

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ ЕВРЕЙСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ

T. A. RUBTSOVA, L. A. ANTONOVA, V. M. STARCHENKO. VASCULAR PLANT SPECIES NEW AND RARE TO THE FLORA OF JEWISH AUTONOMOUS REGION

[1] Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН
679000 Биробиджан, ЕАО, ул. Шолом-Алейхема, 4
Факс (42622) 40395, 61362
E-mail: ecolicarp@mail.ru
[2] Институт водных и экологических проблем ДВО РАН
680000 Хабаровск, ул. Ким Ю Чена, 65
[3] Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675000 Благовещенск, пер. Релочный, 1
Поступила 18.04.2003

Сообщается о 29 видах сосудистых растений, новых для флоры Еврейской автономной области (Среднее Приамурье), 14 из которых являются заносными.

Ключевые слова: флористические находки, сосудистые растения, Среднее Приамурье.

В статье приведены сведения о 29 видах сосудистых растений, новых для флоры Еврейской автономной области (ЕАО). Материалы получены при проведении авторами флористических исследований в 2002 г. 3 вида оказались новыми для Среднего Приамурья (*Allium nutans* L., *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino, *Typha przewalskii*

Skvorts.). Выявлено 7 родов, новых для флоры ЕАО (*Caldesia, Cyclachaena, Diarthron, Noccaea, Pastinaca, Salsola, Turritis*), и 1 новое семейство (*Thymelaeaceae*). Сборы хранятся в Лаборатории флористических и фаунистических исследований и охраны окружающей среды Института комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, дубликаты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Ниже приводится аннотированный список видов в алфавитном порядке. Названия таксонов приведены в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1995).

Allium nutans L. Ленинский р-н, хр. Чурки, гора Жерновая, на вершине 21 VII 2002. В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Степной вид с основным ареалом в Сибири и Средней Азии (Флора Сибири, 1987). Собран в естественном местообитании, но вблизи старых разрушенных построек, указывает на возможность заноса и последующей адаптации. Данное местонахождение вида значительно удалено от ближайшего (Амурская обл., берег р. Амур в 150 км ниже г. Благовещенска), известного по литературным данным (Сосудистые..., 1987), что может указывать на его реликтовый характер в случае подтверждения естественности местообитания.

Amaranthus blitoides S. Warts. Станция Унгун, вдоль железной дороги, в поселке, сорное. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Указан как заносный вид для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2001).

Ampelopsis japonica (Thunb.) Makino. Окр. с. Венцелево, гора Долгуша, юго-восточный каменистый склон в нижней трети. 23 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Новый вид для флоры ЕАО и Среднего Приамурья в целом. Очень редкий степной вид, находящийся на северо-восточной границе ареала (Воробьев, 1968; Сосудистые..., 1989). Занесен в Красную книгу РСФСР (1988). В России известно всего несколько местонахождений *A. japonica* на юго-западе Приморья по границе с Китаем (долины рек Комиссаровка, Раздольная), поэтому вид включен в список охраняемых растений Приморского края (Перечень..., 2002). Во «Флоре Маньчжурии» В. Л. Комаров (1950) приводил этот вид для некоторых районов Северо-Восточного Китая и указал на его произрастание в долинах рек Мулинхэ (приток Уссури) и Суйфун (Раздольная). По Э. М. Мурзаеву (1955), эти районы в Китае заняты лесостепью, выходящей к границам Дальнего Востока России (РДВ) по берегам рек Амура, Уссури, Раздольной (Суйфун), оз. Ханка. Дизъюнктивный характер лесостепи в Маньчжурии (Мурзаев, 1955) объясняет дизъюнктивный ареал в пределах РДВ некоторых степных видов, чей основной ареал приходится на территорию Китая и Кореи. По-видимому, найденный в окр. с. Венцелево *A. japonica* можно считать именно таким видом.

Artemisia dracunculus L. Окр. сел Нижнеленинское, Унгун, вдоль железной дороги. 21 и 27 VII 2002. Л. А. Антонова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Указан как заносный вид для окрестностей Хабаровска (Шлотгауэр и др., 2001) и аборигенный — для Амурской обл. (Старченко, 2001).

Bidens frondosa L. Окр. сел Воскресеновка и Венцелево, 20 и 24 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ранее указывался как заносный вид для Приморья (Сосудистые..., 1992), но в последние годы найден в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001).

Caldesia parnassifolia (L.) Parl. (=*C. reniformis* (D. Don) Makino). Облученский р-н, окрестности с. Башурово, оз. Большое, в воде. 14 VIII 2002. Т. А. Рубцова. Впервые приводится для ЕАО. Занесена в Красную книгу РСФСР (1988). В ЕАО и на российском Дальнем Востоке (РДВ) встречается очень редко (Крюкова, 1999; Сосудистые..., 1987).

Chenopodium rubrum L. Ленинский р-н, станция Унгун, железная дорога, сорное. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ранее была найдена в Хабаровском крае (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2001).

Cyclachaena xanthifolia (Nutt.) Fresen. Окр. сел Воскресеновка и Венцелево, сорное. 20 и 24 VII 2002. Л. А. Антонова, Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ранее растение отмечалось как заносное для Приморья (Сосудистые..., 1992), Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2001). В последние годы наблюдается расселение этого вида на юге РДВ, особенно в долине Среднего Амура.

Diarthron linifolium Turcz. Окр. с. Венцелево, каменистый склон сопки. 24 VIII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Новый вид, род и семейство (*Thymelaeaceae*) для флоры ЕАО. Степной вид, приуроченный к долине Амура (Старченко и др., 1995; Шлотгауэр и др., 2001) и р. Раздольной в Приморском крае (VLA).

Erodium stephanianum Willd. С. Ленинское, на газоне. 22 VII 2002. Л. А. Антонова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Учитывая эколого-ценотическую приуроченность вида и ареал (Старченко, 2001), можно предположить, что растение попало в населенный пункт из естественного местообитания и не является для ЕАО заносным видом.

Fimbristylis verrucifera (Maxim.) Makino. Окр. с. Венцелево, долина р. Добрая, отмели. 24 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Данное местонахождение является самым западным из известных (Сосудистые..., 1988).

Impatiens glandulifera Royle. Села Ленинское и Новотроицкое, на газонах, сорное. 22 и 25 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. В последнее время встречается во многих населенных пунктах РДВ, где часто входит в состав рудеральных ценозов.

Lychnis sibirica L. Окр. с. Новое, сухой дубняк. 25 V 2002. Т. А. Рубцова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ближайшее местонахождение вида отмечено на правобережье Буреи (Сосудистые..., 1996).

Malva pusilla Smith. Села Воскресеновка, Ленинское, Венцелево, на газонах. 20, 23 и 24 VII 2002. Л. А. Антонова. Заносный вид, отмеченный для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2001). Для флоры ЕАО приводится впервые.

Mentha canadensis L. Станция Унгун, железная дорога, сорное. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО, по-видимому из-за отсутствия сборов, так как вид указан для Бурейского флористического района (Сосудистые..., 1995).

Noccaea cochleariformis (DC.) A. et D. Löve (=*Thlaspi cochleariforme* DC.). Окр. с. Венцелево, гора Долгуша, каменистые выступы, 24 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Собрано в типичном местообитании, близком по видовому составу к остепненным ценозам Верхнего Приамурья (Старченко и др., 1995).

Oenothera strigosa (Rydb.) Mackenz. et Bush. (=*O. muricata* auct.). Хр. Малый Даур, вдоль дороги, сорное. 28 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Заносный вид, который на юге РДВ довольно часто занимает рудеральные местообитания (Сосудистые..., 1991).

Pastinaca sylvestris Mill. Станция Унгун, железная дорога, вдоль насыпи. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Ранее указывался для Приморского и Хабаровского краев (Сосудистые..., 1987), позднее — Амурской обл. (Старченко, 2001). Для флоры ЕАО приводится впервые.

Pleopeltis kolesnikovii Tzvel. Хр. Малый Даур, сыроватые затененные скалы. 28 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко, Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО; находится здесь на северо-западном пределе распространения, нуждается в охране. Известен из отдельных пунктов Приморского и Хабаровского краев (Сосудистые..., 1991). Занесен в Красную книгу Хабаровского края (1999).

Polygonum plebejum R. Br. Долина р. Амур, 10 км от с. Воскресеновка, отмель озера. 21 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. Вид, приуроченный к долине Амура в пределах РДВ (Сосудистые..., 1989). По-видимому, находится на северо-западном пределе распространения.

Potentilla heynii Roth (=*P. amurensis* Maxim.). Долина р. Амур, окр. с. Воскресеновка, отмельные берега озера. 21 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО; собран на западном пределе распространения.

P. discolor Bunge. Окр. с. Венцелево, долина р. Добрая в 3 км от устья, сухой луг. 24 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко. Степной вид, впервые отмеченный для флоры ЕАО.

Rumex crispus L. Окр. сел Чурки, Венцелево. Сорное. 21 и 24 VII 2002. Л. А. Антонова. Для флоры ЕАО приводится впервые. Указан для Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001) и Амурской обл. (Старченко, 2001).

Salsola collina Pall. Станция Унгун, железная дорога, сорное. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО.

Stellaria inundata Worosch. (=*S. alsine* Grimm. subsp. *inundata* Worosch., *S. uliginosa* Murr.). Окр. с. Воскресеновка, отмели оз. Холодное. 20 VII 2002. В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО. К этому виду В. Н. Ворошилов (1985) относил мелкие отмельные растения, встречающиеся по Амуру. Данное местонахождение вида является самым западным из известных (Сосудистые..., 1996).

Turritis glabra L. Станция Унгун, железная дорога, сорное. 27 VII 2002. Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ближайшее местонахождение вида отмечено на территории Хабаровского края (Шлотгауэр и др., 2001).

Typha przewalskii Skvorts. Окр. с. Чурки, карьер, в воде. 22 VII 2002. В. М. Старченко. Впервые приводится для флоры ЕАО и Среднего Приамурья в целом. Исключительно редкое на РДВ растение (Сосудистые..., 1996), где было известно одно местонахождение — берега р. Илистой, вблизи ее впадения в оз. Ханка (VLA). Ареал этого вида *Typha* очень напоминает ареал *Ampelopsis japonica*, несмотря на различную эколого-ценотическую приуроченность. Возможно, тщательный поиск выявит новые местонахождения вида на РДВ, а недостаток сборов объясняется путаницей при определении близких видов.

Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray. Станция Унгун, железная дорога. 27 VII 2002. Т. А. Рубцова, В. М. Старченко, Л. А. Антонова. Впервые приводится для флоры ЕАО. Ранее указывалась для других районов РДВ (Сосудистые..., 1989).

Xanthium californicum Greene. С. Ленинское, сорное. Л. А. Антонова. Приводится для Приморского (Сосудистые..., 1992) и Хабаровского краев (Шлотгауэр и др., 2001).

Указывался для Биробиджана (Сосудистые..., 1992), но сборы вида отсутствовали. Находки в с. Ленинском подтверждают наличие этого заносного вида в ЕАО.

Из 29 приведенных нами видов 14 являются заносными, ранее собранными в Хабаровском крае и Амурской обл., т. е. пограничных территориях. 6 видов приурочены к лугово-пойменному комплексу, причем 5 видов являются эндемиками Амура, произрастающими на отмелях. 6 видов занимают остепненные или близкие к остепненным ценозы. Их находки на территории ЕАО ликвидируют дизъюнкцию в ареалах этих видов между западными и восточными местами сборов в пределах РДВ. Расширены сведения о границах ареалов 8 видов. Наиболее важное значение для флоры ЕАО имеют находки *Ampelopsis japonica, Caldesia parnassifolia, Pleopeltis kolesnikovii* и *Typha przewalskii.* Для сохранения популяций этих растений предполагается ввести эти виды в новое издание Красной книги ЕАО, а также организовать ботанические особо охраняемые природные территории в окрестностях сел Венцелево и Башурово.

Благодарности

Исследования флоры Ленинского р-на ЕАО были проведены благодаря финансовой поддержке бюджетного экологического фонда ЕАО.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., 1968. С. 185—189.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Комаров В. Л. Избранные сочинения. Т. 5. М.; Л., 1950. С. 26—29.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 592 с.

Красная книга Хабаровского края. Хабаровск, 1999. С. 20—190.

Крюкова М. В. Конспект водно-прибрежной флоры Среднеамурской низменности. Препринт. Хабаровск, 1999. 44 с.

Мурзаев Э. М. Северо-Восточный Китай. Физико-географическое описание. М., 1955. 252 с.

Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток, 2002. 48 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., СПб.: 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.; 1995. Т. 7. 394 с.; 1996. Т. 8. 383 с.

Старченко В. М. Конспект флоры Амурской области // Комаровские чтения. Владивосток, 2001. Вып. 48. С. 5—54.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. *Araceae — Orchidaceae.* 248 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 492 с.

Шлотгауэр С. Д., Крюкова М. В., Антонова Л. А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск, 2001. 145 с.

SUMMARY

29 species of vascular plants new to the flora of Jewish Autonomous Region are reported, 14 of them being alien.

УДК 581.9(571.6)

© Т. Н. Близнюк

НОВЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ НОРСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАПОВЕДНИКА (АМУРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

T. N. BLIZNYUK. SPECIES OF VASCULAR PLANTS NEW TO NORSKY STATE NATURE RESERVE (AMUR REGION)

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
675000 Благовещенск, пер. Релочный, 1
Факс (4162) 42-59-31
E-mail: garden@rbcmail.ru

Поступила 17.01.2003
Окончательный вариант получен 07.04.2003

Приводятся данные о 14 новых видах сосудистых растений для флоры Норского заповедника. Впервые для территории Амурской обл. приводится *Carex uda*.

Ключевые слова: сосудистые растения, флора, Амурская обл., Норский заповедник.

Норский государственный природный заповедник организован 2 февраля 1998 г. Он расположен в Амурской обл., в междуречье рек Норы и Селемджи (левого притока среднего течения р. Зеи) (рис. 1, 2). Северная граница заповедника проходит по 52°3′ с. ш., южная — по 52°8′ с. ш. В долготном направлении территория заповедника ограничена 129°8′ и 130°4′ в. д. Общая площадь заповедника 211 168 тыс. га (Дарман, Куликов, 1995).

При обосновании необходимости организации Норского заповедника учитывались мнения многих специалистов, в том числе хабаровских и благовещенских ботаников: А. А. Бабурина, В. М. Старченко, Г. Ф. Дарман и др. (Дарман, Куликов, 1995). По материалам этих и других авторов составлен список высших сосудистых растений заповедника, включающий 481 вид, относящийся к 250 родам и 75 семействам (Дарман, Куликов, 1995). На территории Норского заповедника преобладают лесной, болотный, луговой и кустарниковый типы растительности. Относительно небольшую площадь занимают скальная и водно-прибрежная растительность (Старченко, Чувашева, 1993).

В 2001—2002 гг. на территории Норского заповедника работала научная комплексная экспедиция Благовещенского государственного педагогического университета и Ботанического сада АмурНЦ ДВО РАН под руководством И. М. Черемкина. Основные исследования проводились в устьях рек Норы, Меун и Бурунды. Кроме того, материал был собран в различных пунктах вдоль обоих берегов р. Норы от ее устья до устья р. Меун (рис. 2).

Сбор материала проводился маршрутным методом. Маршруты охватывали расстояния от уреза воды рек Норы и Меун до 10 км в глубь территории заповедника. Обследованы основные типы растительных сообществ. Собрано около 1350 листов гербария сосудистых растений, который хранится в Ботаническом саду АмурНЦ ДВО РАН.

В результате обследования было выявлено 14 новых видов сосудистых растений для флоры Норского заповедника. Список этих видов дается в алфавитном порядке их латинских названий. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Сразу после названия вида приводится номер места сбора флористического материала (рис. 2). Все гербарные сборы сделаны автором, поэтому в цитатах гербарных этикеток фамилия коллектора опущена.

Aconitum consanguineum Worosch. (№ 1). Устье р. Меун, подножие каменистого склона, 26 VIII 2002, [цв.].

Adenophora coronopifolia Fisch. (№ 1). Устье р. Меун, каменистый склон, 3 VII 2002, [цв.].

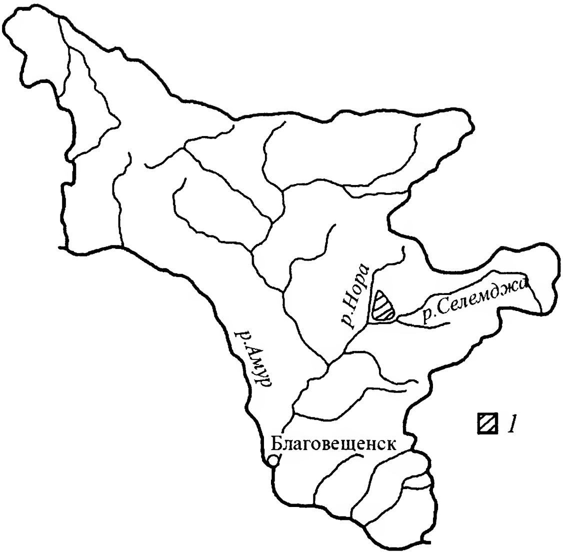


Рис. 1. Месторасположение Норского заповедника на территории Амурской обл.

1 — Норский заповедник.

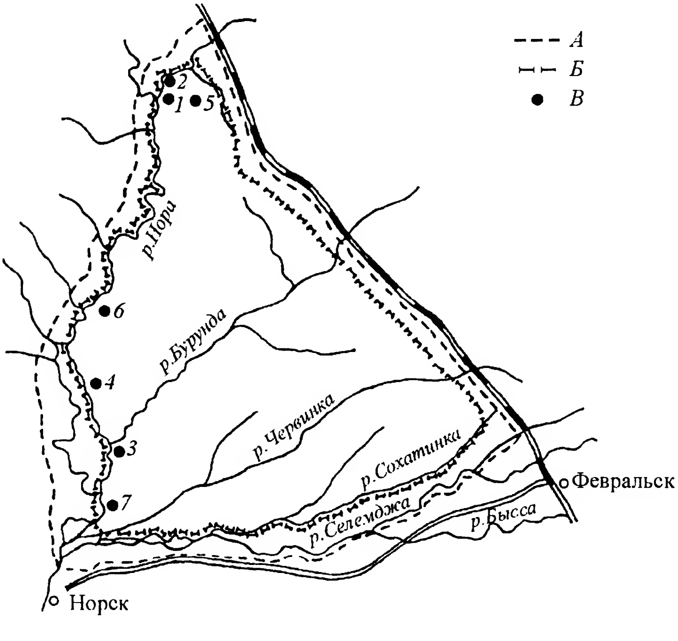


Рис. 2. Картосхема Норского заповедника.

А — граница охранной зоны, *Б* — граница заповедника, *В*: *1—7* — места сбора флористического материала.

Adoxa orientalis Nepomn. (№ 2). Устье р. Меун, хвойный лес, 5 VII 2002, [цв.].

Bolboschoenus yagara (Ohwi) A. E. Kozhevnikov. (№ 3). Устье реки Бурунда, заболоченный луг, 13 VII 2002.

Carex supermascula V. Krecz. (№ 4). Левый берег р. Норы, хвойно-широколиственный лес, 20 VI 2001.

Carex uda Maxim. (№ 1). Устье р. Меун, подножие каменистого склона, 29 VI 2001. Вид впервые собран на территории Амурской обл.

Drosera anglica Huds. (№ 5). Устье р. Меун, болото, 9 VII 2002, [цв.].

Habenaria linearifolia Maxim. (№ 5). Устье р. Меун, болото, 9 VII 2002, [цв.].

Lycopodium clavatum L. (№ 2). Устье р. Меун, хвойный лес, 10 VII 2002.

Oxalis acetosella L. (№ 1). Устье р. Меун, каменистый склон, 3 VII 2002.

Saxifraga cernua L. (№ 1). Устье р. Меун, каменистый склон, 3 VII 2002, [цв.].

Scheuchzeria palustris L. (№ 5). Устье р. Меун, болото, 9 VII 2002, [пл.].

Sedum middendorfianum Maxim. (№ 6). Левый берег р. Норы, каменистый склон, 30 VI 2001, [цв.].

Viola tenuicornis W. Beck. (№ 7). Левый берег р. Норы, березовый лес, 23 V 2002, [цв.]. Вид занесен в Красную книгу Амурской области (Старченко и др., 1995).

Благодарности

Автор выражает признательность А. Е. Кожевникову, В. М. Старченко, В. В. Якубову за помощь в определении отдельных видов растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дарман Ю. Ф., Куликов А. Н. Проект организации Норского государственного природного заповедника: Отчет. Благовещенск, 1995. 159 с.

Старченко В. М., Дарман Г. Ф., Шаповал И. И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск, 1995. 460 с.

Старченко В. М., Чувашева И. Г. Флора и растительность района проектируемого Селемджинского водохранилища (Амурская область) // Комаровские чтения. Владивосток, 1993. Вып. 37. С. 107—163.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

14 species new to the flora of Norsky State Nature Reserve are recorded. *Carex uda* is the first record for Amur Region.

УДК 581.9 (574)

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© А. Л. Эбель, Т. В. Эбель

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ВОСТОЧНОМ КАЗАХСТАНЕ

A. L. EBEL, T. V. EBEL. FLORISTIC RECORDS IN THE EASTERN KAZAKHSTAN

Томский государственный университет
634050 Томск, пр. Ленина, 36
Поступила 17.12.2002

Приводятся сведения о местонахождениях 4 видов, новых для Казахстана (*Rorippa* × *armoracioides*, *Nonea lutea*, *Centaurea jacea*, *Xanthium albinum*), и 4 видов, новых для Восточно-Казахстанской обл. (*Sisymbrium volgense*, *Viola occulta*, *Anchusa officinalis*, *Echinocystis lobata*). Указаны новые местонахождения 6 редких в Восточном Казахстане видов.

Ключевые слова: Восточный Казахстан, флористические находки.

В мае—июне 2002 г. авторами настоящего сообщения были обследованы некоторые районы Восточно-Казахстанской обл. Республики Казахстан (предгорья и низкогорья Западного Алтая, в особенности г. Усть-Каменогорск и его окрестности). Среди собранного гербария (более 350 листов; около 170 видов) оказалось несколько флористических находок, аннотированный список которых приводится ниже. Названия видов даны по сводке С. К. Черепанова (1995). Цитируемые гербарные экземпляры (за исключением специально оговоренных случаев) хранятся в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК); дублеты переданы в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE).

Новые виды для Казахстана

Rorippa × *armoracioides* (Tausch) Fuss. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, берег протоки р. Иртыш. 6 VI 2002, А. Эбель.

Этот гибридный вид сравнительно недавно считался преимущественно европейским. Для Средней Азии указан лишь в последние годы (Дорофеев, 1998; Герман, 1999), хотя первые гербарные сборы из Сибири были сделаны еще в начале 1940-х годов (Эбель, 2000). Вид является новым не только для Казахстана, но и для Алтайской горной страны — в границах, принятых Р. В. Камелиным (1998).

Собранные нами экземпляры находятся в стадии бутонизации, что затрудняет их точную идентификацию. Однако по морфологии листьев, имеющих несколько пар зубчатых по краю долей, более крупную боковую долю и четко выраженные ушки при основании, они должны быть отнесены скорее к *Rorippa* × *armoracioides*, нежели к близкому, также гибридному виду *Rorippa* × *anceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Дорофеев, устное сообщение).

Nonea lutea (Desr.) DC. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, 3 км на юго-запад от пос. Новая Бухтарма, обочина дороги. 28 V 2002; там же, г. Усть-Каменогорск, парк культуры «Металлург», возле пруда 5 VI 2002, А. Эбель, Т. Эбель.

Преимущественно европейский вид, в пределах Азии зарегистрирован лишь в Турции и Иране (Доброчаева, 1981). Совсем недавно обнаружен на юге азиатской части России — в Республике Алтай (Артемов, Королюк, 1999; Усик, 2002).

Centaurea jacea L. — Восточно-Казахстанская обл., в сквере конторы Алтайэнерго г. Усть-Каменогорска. 11 VIII 1967, В. Е. Добычин.

Несмотря на достаточно давнюю дату указанного сбора, эта находка до сих пор не была учтена во флористических сводках (Гамаюнова, 1966; Жирова, 1997; Абдулина, 1999). Сейчас этот вид весьма обычен на юге Западной Сибири, в том числе в пограничных с Казахстаном районах Алтайского края и Республики Алтай.

Xanthium albinum (Widd.) Scholz. — Восточно-Казахстанская обл., окр. г. Усть-Каменогорска, на пустыре, заросли. 30 VII 1966, В. Е. Добычин.

Этот сбор хранится в Гербарии им. П. Н. Крылова под названием *Xanthium strumarium* L. В сводке С. А. Абдулиной (1999) *X. albinum* не указан для Казахстана. Известно, что существуют различные точки зрения на объем рода *Xanthium* L. и соответственно на реальность ряда описанных видов. Не вступая здесь в дискуссию по этому вопросу, отметим лишь, что оба указанных вида имеют вполне четкие морфологические различия (по крайней мере, гораздо более четкие, чем, к примеру, между *X. strumarium* и *X. sibiricum* Patrin ex Widd.) и надежно идентифицируется как по плодам, так и в стадии цветения. В июне 2002 г. во многих местах г. Усть-Каменогорска нами также были отмечены вегетативные экземпляры и остатки прошлогодних плодов *Xanthium*, признаки которых вполне соответствуют *X. albinum*. Ранее этот вид неоднократно собирался в Алтайском крае (Эбель, 2001); кроме того, еще в начале 1990-х годов мы находили его в пределах бывшей Талды-Курганской обл. Республики Казахстан — в г. Текели и его окрестностях.

Новые виды для Восточного Казахстана

Sisymbrium volgense Bieb. ex Fourn. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., юго-восточная окраина г. Усть-Каменогорска, р-н Аблакетка, возле ГЭС, на откосе автодорожной насыпи (образует заросли). 5 VI 2002, А. Эбель, Т. Эбель.

Ранее вид был указан лишь для Западного Казахстана (Васильева, 1961, 1969), является новым и для Алтайской горной страны.

Находка данного вида в Восточном Казахстане не является неожиданной — напротив, она вполне закономерна. Считается, что в азиатской части бывшего СССР вид появился вначале на Дальнем Востоке в 1970-е, а затем, в 1980-е годы, — в Сибири, Алтайском крае (Игнатов, Игнатова, 1982; Игнатова, 1989). Однако это не совсем так. Первый достоверный сбор *S. volgense* с территории Сибири относится к середине XX в. — это сбор из окрестностей г. Барнаула, сделанный В. И. Верещагиным в 1949 г. Долгое время он хранился в Гербарии им. П. Н. Крылова (ТК) под названием *Brassica elongata* var. *armoracioides* и лишь в 1999 г. был правильно определен одним из авторов настоящего сообщения, А. Л. Эбелем (Дорофеев и др., 2000). В последние годы *S. volgense* активно расселяется по территории Алтайского края (Эбель, 1997б; Дорофеев и др., 2000).

В Сибири этот вид известен также из Курганской обл. (Федотова, 1988; Овчинникова, 1994). Сравнительно недавно отмечен на юге Томской обл. (Эбель, 1997а), где встречается преимущественно на железнодорожных насыпях. Указан также для юга Красноярского края (Степанов, 2000). Кроме того, среди сборов крестоцветных, хранящихся в Центральном сибирском ботаническом саду (г. Новосибирск), нами обнаружены не учтенные ранее сборы *S. volgense* с юга Иркутской обл.

Viola occulta Lehm. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Глубоковский р-н, 10 км на юго-восток от с. Горная Ульбинка, заросли кустарников по юго-восточному склону. 2 VI 2002, А. Эбель, Т. Эбель.

Ранее ближайшие местонахождения *Viola occulta* в пределах Казахстана были отмечены значительно южнее — в Джунгарском Алатау и Тянь-Шане (Кармышева, 1963). Вид является новым и для Алтайской горной страны.

По внешнему облику этот однолетник может быть легко принят за близкий вид — *V. arvensis* L. Последний является в настоящее время обычным сорным растением в предгорьях и низкогорьях западного Алтая (включая территорию Восточного Казахстана). Характер нового местонахождения *Viola occulta*, расположенного на отрогах Ивановского хребта, указывает на то, что этот вид является естественным элементом флоры Алтая.

Anchusa officinalis L. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, откос дорожной насыпи; там же, луг по берегу р. Иртыш. 6 VI 2002, А. Эбель.

Европейский вид (Доброчаева, 1981); в Казахстане ранее был отмечен в южных горных районах — Джунгарском Алатау и Заилийском Кунгей-Алатау (Оразова, 1964). Для Алтайской горной страны также указывается впервые.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, р-н Аблакетка, заросли кустарников по берегу р. Аблакетка. 5 VI 2002, А. Эбель, Т. Эбель.

«Убегающий» из культуры и легко дичающий вид. Для Казахстана (г. Джамбул) был впервые указан уже более 30 лет назад (Камелин, 1971), однако в последней сводке по флоре Казахстана (Абдулина, 1999) пропущен. К настоящему времени вид зарегистрирован также во многих районах Сибири — от Курганской обл. до Якутии (Доронькин, 1996), в том числе и в пограничном с Восточным Казахстаном Алтайском крае (Терехина, 1995; Эбель, 2001 и др.).

Новые местонахождения редких видов

Carex appropinquata Shum. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, 4 км на юго-запад от пос. Новая Бухтарма, Бухтарминское водохранилище, сырой лесной луг вдоль ручья. 29 V 2002, А. Эбель, Т. Эбель.

В пределах Казахстана вид был известен только из окрестностей г. Лениногорска (Котухов, 1971). Имеется еще один сбор этой осоки, нигде ранее не цитируемый: Семипалатинская губерния, окрестности Катон-Карагая, согра 6 VI 1926, Г. Сумневич. (ТК).

Minuartia regeliana (Trautv.) Mattf. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Уланский р-н, г. Айыртау, южный склон, каменистая степь, по мелкощебнистым участкам; там же, у подножия гранитных останцов. 7 VI 2002, А. Эбель.

В пределах Казахстана вид был известен из более южных и западных районов. Недавно обнаружен в Алтайском крае — в предгорьях западного Алтая (Маслова, 2001).

Rorippa sylvestris (L.) Bess. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, берег р. Комендантка в р-не Студгородка. 6 VI 2002, А. Эбель.

В настояще время этот вид довольно обычен во многих районах юга Сибири. Для Восточного Казахстана (и для республики в целом) было известно единственное местонахождение *Rorippa sylvestris* — в г. Усть-Каменогорске, где вид был собран В. Е. Добычиным более 30 лет назад (Эбель, 2000). Нами повторены сборы *R. sylvestris* практически в том же самом месте.

Кроме того, имеется еще один новый сбор этого вида из Казахстана: Восточно-Казахстанская обл., г. Семипалатинск, пойма Иртыша, заросли прибрежных ив на берегу протоки Семипалатинки у о-ва Кирова. 12 X 2002, Г. С. Таран (NS).

Вероятно, вид распространен и в других предгорных и равнинных районах Восточного и Северного Казахстана. Косвенным подтверждением этому служит недавняя находка *R. sylvestris* в пограничной с Казахстаном Омской обл.: г. Омск, Октябрьский округ, у дороги. 27 VI 2000, М. Буданова.

Sisymbrium altissimum L. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, пос. им. Красина, обочина дороги. 1 VI 2002; там же, западная окраина г. Усть-Каменогорска, песчано-галечный берег р. Иртыш возле моста. 6 VI 2002, А. Эбель.

Ранее вид был указан для более южных районов Восточного Казахстана — Саура и Тарбагатая (Герман, 2001).

Caragana bongardiana (Fisch. et C. A. Mey.) Pojark. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Уланский р-н, г. Айыртау, у подножия гранитных останцов. 7 VI 2002, А. Эбель.

Ранее этот вид был отмечен только для Зайсанской котловины и центральной части Казахского мелкосопочника; Г. П. Яковлев (1988) указывает его также для Алтая (Калбинский хребет). Новое местонахождение расположено, по-видимому, на северном пределе ареала вида.

Cerinthe minor L. — Республика Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., г. Усть-Каменогорск, окр. пос. им. Красина, в лесопосадках. 1 VI 2002, А. Эбель.

Для Казахстана было известно единственное местонахождение — г. Усть-Каменогорск (Оразова, 1964). Фактически нами повторены сборы в том же пункте. По нашим наблюдениям, этот вид в указанном выше месте сбора является довольно обычным растением.

Благодарности

Авторы благодарны В. И. Дорофееву (БИН РАН) за помощь в определении образцов *Rorippa* × *armoracioides*, М. Г. Будановой (Омский государственный университет) и Г. С. Тарану (Центральной сибирский ботанический сад, Новосибирск) за предоставление гербарных материалов по *Rorippa sylvestris*. Мы выражаем также искреннюю признательность выпускнику Томского государственного университета, ныне директору гостиницы «Полет» (г. Усть-Каменогорск) Р. М. Адамову за неоценимую помощь в организации и проведении полевых исследований в Восточно-Казахстанской обл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдулина С. А. Список сосудистых растений Казахстана / Под ред. Р. В. Камелина. Алматы, 1999. 187 с.

Артемов И. А., Королюк А. Ю. Флористические находки в Центральном Алтае // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 2. С. 37—41.

Васильева А. Н. Сем. *Cruciferae* Juss. // Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 4. С. 171—339.

Васильева А. Н. Сем. Крестоцветные — *Cruciferae* Juss. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата, 1969. Т. 1. С. 410—474.

Гамаюнова А. П. Род Василек — *Centaurea* L. // Флора Казахстана. 1966. Т. 9. С. 382—400.

Герман Д. А. *Rorippa armoracioides* (Tausch) Fuss (*Cruciferae* Juss.) — новый вид для флоры Сибири // Turczaninowia. 1999. Т. 2. Вып. 4. С. 33—36.

Герман Д. А. Крестоцветные Алтайской горной страны: дис. ... канд. биол. наук. Барнаул, 2001. 219 с.

Доброчаева Д. Н. Сем. *Boraginaceae* — Бурачниковые // Флора европейской части СССР. Л., 1981. Т. 5. С. 113—179.

Доронькин В. М. Семейство *Cucurbitaceae* — Тыквенные // Флора Сибири. Новосибирск, 1996. Т. 12. С. 145—147.

Дорофеев В. И. Семейство Крестоцветные — *Cruciferae* (*Brassicaceae*) средней полосы европейской части Российской Федерации // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 3. С. 5—91.

Дорофеев В. И., Герман Д. А., Копытина Т. М. Заметки о распространении крестоцветных в Алтайском крае // Turczaninowia. 2000. Т. 3. № 3. С. 50—58.

Жирова О. С. *Centaurea* L. — Василек // Флора Сибири. Новосибирск, 1997. Т. 13. С. 231—240.

Игнатов М. С. Об особенностях расселения адвентивных растений // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР (Матер. совещ. 1—3 февраля 1989 г.). М., 1989. С. 15—17.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. Новости адвентивной флоры Барнаула и его окрестностей (Алтайский край) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 10. С. 1421—1424.

Камелин Р. В. К познанию адвентивной флоры Средней Азии и Южного Казахстана // Новости систем. высш. раст. 1971. Т. 8. С. 282—284.

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). Барнаул, 1998. 240 с.

Кармышева Н. Х. Сем. Фиалковые — *Violaceae* Juss. // Флора Казахстана. 1963. Т. 6. С. 192—212.

Котухов Ю. А. Дополнение к «Флоре Казахстана», II // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН КазССР. 1971. Вып. 7. С. 10—14.

Маслова О. С. Флористические находки на Западном Алтае // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 128—129.

Овчинникова С. В. *Sisymbrium* L. — Гулявник // Флора Сибири. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 52—56.

Оразова А. Роды *Tournefortia* L. — *Myosotis* L. // Флора Казахстана. 1964. Т. 7. С. 162—202.

Степанов Н. В. О флоре острова Отдыха на Енисее (г. Красноярск) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Тез. докл. II Рос. науч. конф. Томск, 2000. С. 136—137.

Терехина Т. А. Адвентивные растения во флоре Алтайского края // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Тез. докл. конф. Томск, 1995. С. 60—61.

Усик Н. А. Дополнение к флоре Алтайского края и Республики Алтай (сем. *Boraginaceae*) // Turczaninowia. 2002. Т. 5. № 2. С. 49—51.

Федотова К. П. Флора Курганской области (Учебно-методическое пособие). Курган, 1988. 111 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Эбель А. Л. Новые данные о распространении крестоцветных (*Brassicaceae*) на юге Сибири // Бот. журн. 1997а. Т. 82. № 12. С. 100—104.

Эбель А. Л. Список крестоцветных (*Brassicaceae*) Алтайского края // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. статей. Вып. 3 / Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 1997б. С. 32—38.

Эбель А. Л. К распространению видов рода *Rorippa* Scop. (*Brassicaceae*) в Сибири // Krylovia. 2000. Т. 2. № 1. С. 81—86.

Эбель А. Л. Адвентивная флора Алтайского района (Алтайский край) // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: Сб. науч. тр. // Под ред. А. Н. Куприянова. Барнаул, 2001. Вып. 7. С. 112—124.

Яковлев Г. П. *Caragana* Lam. // Растения Центральной Азии. Вып. 8а. Ч. 1. Л., 1988. С. 44.

SUMMARY

The data on localities of 4 species new to Kazakhstan (*Rorippa* × *armoracioides*, *Nonea lutea*, *Centaurea jacea*, *Xanthium albinum*), and 4 species new to the Eastern Kazakhstan Region (*Sisymbrium volgense*, *Viola occulta*, *Anchusa officinalis*, *Echinocystis lobata*) are given. New localities of 6 species rare in the Eastern Kazakhstan are specified.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.35

© А. В. Пименов, Т. С. Седельникова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *CUPRESSACEAE* И *PINACEAE*

A.V. PIMENOV, T.S. SEDELNIKOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME *CUPRESSACEAE* AND *PINACEAE* SPECIES

Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)43—36—86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
Поступила 18.04.2003

Приведены числа хромосом представителей семейств *Cupressaceae* (*Thuja orientalis*) и *Pinaceae* (*Abies sibirica*, *Larix czekanovskii*, *L. sibirica*, *Pinus brutia* var. *pityusa*, *P. sibirica*, *P. sylvestris* (f. *erythranthera*, f. *sulfuranthera*)).

Ключевые слова: числа хромосом, *Cupressaceae*, *Pinaceae*.

Cupressaceae Bartl.

Thuja orientalis L. = *Biota orientalis* (L.) Endl. = *Platycladus orientalis* (L.) Franco, **2n = 22**, Краснодарский край, окр. г. Анапа, искусственные насаждения, 2002 г., Седельникова.

Pinaceae Lindl.

Abies sibirica Ledeb., **2n = 24**, Красноярский край, Емельяновский р-н, окр. пос. Памяти 13 борцов, 2002 г., Кокорин.

Larix czekanovskii Szaf. (*L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. × *L. sibirica* Ledeb.), **2n = 24**, Республика Эвенкия, левобережье р. Нижняя Тунгуска в 85 км от ее устья, 1997 г., Пименов.

L. sibirica Ledeb., **2n = 24**, Красноярский край, окр. г. Туруханск, 1997 г., Пименов; Республика Хакасия, Ширинский р-н, 15 км западнее пос. Шира, 2002 г., Пименов; Республика Хакасия, Ширинский р-н, окр. пос. Соленоозерное, рядовые посадки, 2002 г., Пименов; анеуплоид (**2n = 26**, единично), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 7 км южнее пос. 86-й квартал, болотная согра, 2001 г., Ефремов.

Pinus brutia var. *pityusa* (Stev.) Gaussen, **2n = 24**, Краснодарский край, окр. г. Анапа, 2002 г., Седельникова.

P. sibirica Du Tour, **2n = 24**, Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 5 км южнее пос. 86-й квартал, болотная согра, деревья с «ведьминой метлой», 2001 г., Ефремов.

P. sylvestris f. *erythranthera* Sanio, **2n = 24**, Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота; там же, окр. пос. 86-й квартал, суходолы, 2002 г., Ефремов; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 36**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км западнее пос. 86-й квартал, склон олиготрофного болота, 2002 г., Ефремов.

P. sylvestris f. *sulfuranthera* Kozoubow, **2n = 24**, Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 2 км южнее пос. 86-й квартал, вершина олиготрофного болота, 2002 г., Ефремов; Красноярский край, Манский р-н, 20 км западнее с. Шалинское, 2002 г., Пименов; Красноярский край, Емельяновский р-н, окр. пос. Удачный, рядовые культуры, 2002 г., Седельникова; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 27**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, окр. пос. 86-й квартал, суходолы, 2002 г., Ефремов; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 36**), Томская обл., Тимирязевский лесхоз, 8 км западнее пос. 86-й квартал, склон олиготрофного болота, 2002 г., Ефремов; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 48**), (**2n = 24, 36, 48**), Красноярский край, Емельяновский р-н, окр. пос. Удачный, 2002 г., Седельникова; **2n = 24**, миксоплоиды (**2n = 24, 27**), (**2n = 24, 36**), (**2n = 24, 48**), Красноярский край, Емельяновский р-н, окр. пос. Колягино, 2002 г., Седельникова.

Образцы сборов хранятся в Институте леса им. В. Н. Сукачева СО РАН.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Интеграционного проекта СО РАН и ДВО РАН № 53 (2003—2005 гг.).

SUMMARY

Chromosome numbers of representatives of *Cupressaceae*: *Thuja orientalis* L. and *Pinaceae*: *Abies sibirica* Ledeb., *Larix czekanovskii* Szaf., *L. sibirica* Ledeb., *Pinus brutia* var. *pityusa* (Stev.) Gaussen, *P. sibirica* Du Tour, *P. sylvestris* L. (f. *erythranthera* Sanio and f. *sulfuranthera* Kozoubow) are given.

УДК 576.312.35/37

Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Е. Н. Муратова,[1] Н. В. Екимова,[2] Т. В. Карпюк[3]

КАРИОТИП МИНДАЛЯ ЧЕРЕШКОВОГО *AMYGDALUS PEDUNCULATA* (*ROSACEAE*)

E.N. MURATOVA, N.V. EKIMOVA, T.V. KARPJUK. THE KARYOTYPE OF *AMYGDALUS PEDUNCULATA* (*ROSACEAE*)

[1] Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок
Факс (3912)43—36—86
E-mail: Institute@forest.akadem.ru
[2] Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН
670047 Улан-Удэ, ул. Сахьяновой, 6
Факс (3012)333104
E-mail: ekimova@biol.bsc.buryatia.ru
[3] Красноярский государственный аграрный университет
660049 Красноярск, пр. Мира, 88
Поступила 18.04.2003

Впервые приведено число хромосом и кратко описан кариотип миндаля черешкового. Получено число хромосом для рода *Amygdalus* (2n = 32). Определено число ядрышек в интерфазных ядрах.
Ключевые слова: миндаль черешковый, число хромосом, кариотип, ядрышко.

Миндаль черешковый — *Amygdalus pedunculata* Pall. относится к подсем. *Prunoideae* сем. *Rosaceae* (Флора..., 1941). Вид выделен в отдельную секцию *Cerasioides*, поскольку не может быть помещен ни в одну из установленных до сих пор секций, особенно из-за отличающейся формы трубки чашечки цветка, похожей на чашечку вишни (например, *Cerasus fruticosa* Pall.).

A. pedunculata является своеобразным восточно-азиатским лесостепным видом. На территории России миндаль черешковый произрастает только в Западном Забайкалье, где проходит северо-западная граница его ареала. Основной ареал *A. pedunculata* находится в Монголии (Грубов, 1982). Миндаль черешковый является редким реликтовым видом; он занесен в Красную книгу Республики Бурятия (2002). Ранее не было известно даже число хромосом этого вида. В настоящем сообщении представлены результаты кариологического изучения *A. pedunculata*.

Материал и методика

Материалом для исследований послужили семена (костянки), собранные в 3 природных популяциях Республики Бурятия: в Селенгинском р-не, в окрестностях поселков Селендума и Билютай. Кариологический анализ проводился на давленых препаратах по модифицированной нами методике для изучения хромосом плодовых (Смирнов, 1986). Семена проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при 29.5 °С. Проростки длиной 1.0—1.5 см обрабатывали колхицином. Концентрацию и время обработки подбирали экспериментально; наилучшие результаты были получены при обработке 0.2 %-ным колхицином в течение 4.5 ч.

В качестве фиксатора использовали уксуснокислый алкоголь (1 : 3). Перед окрашиванием материал протравливали 4 %-ными железоаммонийными квасцами в течение 15—20 мин и окрашивали ацетогематоксилином. Проростки выдерживали в красителе 12—24 ч. После этого отрезали 1.5—2.0 мм от кончика корешка и помещали на предметное стекло в каплю насыщенного раствора хлоралгидрата, накрывали покровным стеклом и делали давленый препарат. Ядрышки окрашивали 50 %-ным раствором азотнокислого серебра при 50—55 °С в течение 8—12 ч (Муратова, 1995). Препараты просматривали под микроскопом МБИ-6 и фотографировали в масляной иммерсионной системе на пленку «Микрат». Микрофотографии делали на черно-белой бумаге «Унибром 160». Часть препаратов просматривали под микроскопом Axioskop 20 (Карл Цейс, Германия) с видеокамерой и выходом на монитор «SONY Multiscan G200».

Результаты и обсуждение

Число хромосом у миндаля черешкового во всех природных популяциях, исследованных нами, составляет 32 (2n = 32). Кариотип *A. pedunculata* представлен на рис. 1 и 2. Данное число хромосом является новым для рода *Amygdalus* L. На территории СНГ произрастает 16—20 видов миндаля, а в мире около 40 (Деревья..., 1974). Из них кариологически изучено 11 видов: *A. bruhuica* Boiss, *A. bucharica* Korsh., *A. communis* L., *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky, *A. fremontii* (S. Wats.) Abrams, *A. georgica* Desf., *A. petunnikowii* Litv., *A. scoparia* Spach, *A. spinosissima* Bunge, *A. ulmifolia* (Franch.) M. Pop., *A.* × *vavilovii* M. Pop., (Араратян, 1948; Абдушукурова, 1962, 1974; Хромосомные..., 1969; Числа..., 1993).

Все изученные ранее виды миндаля имеют в кариотипе 16 хромосом и являются диплоидами с основным числом x = 8. Миндаль черешковый представляет собой тетраплоид; это первый изученный полиплоидный представитель в роде *Amygdalus*. Интересно, что число хромосом, равное 32, имеет *Cerasus fruticosa* (Хромосомные..., 1969), с которым сближается *A. pedunculata* по строению чашечки цветка.

Миндаль черешковый, как и другие виды розоцветных, имеет мелкие хромосомы, 1—2 мкм и менее. Данное обстоятельство не позволяет с достоверностью произвести

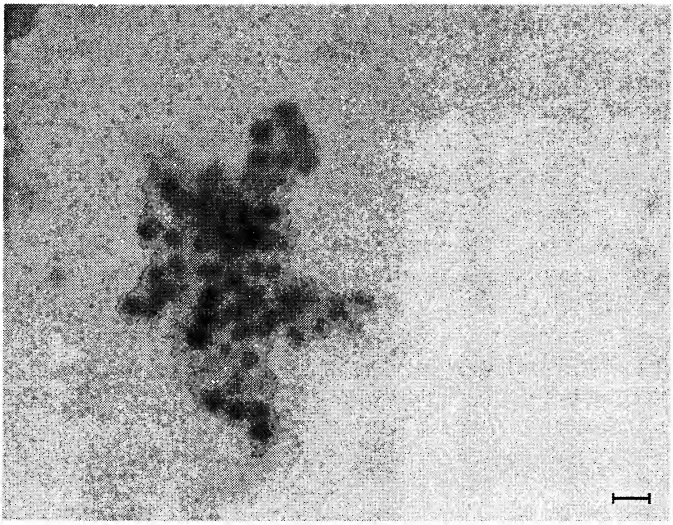


Рис. 1. Кариотип *Amygdalus pedunculata* (2n = 32).

Масштабная линейка — 1 мкм.

измерение хромосом, так как разрешающая способность светового микроскопа не более 0.5 мкм (Гриф, 1992). Большинство хромосом *A. pedunculata* по морфологии двуплечие, предположительно мета- и субметацентрики; несколько хромосом имеют точечную форму с неопределенным положением центромеры (рис. 1, 2).

Изучение ядрышек в интерфазных ядрах (всего было изучено 881 ядро) у *A. pedunculata* показало, что их число варьирует от 1 до 9 (рис. 3). Среднее количество ядрышек составляет 4.1 ± 0.69. Частота встречаемости ядрышек в интерфазных ядрах у миндаля черешкового представлена на рис. 4. Наиболее часто встречаются интерфазные ядра с 5 ядрышками (около 20 %), чуть меньше ядер с 2, 3, 4 ядрышками

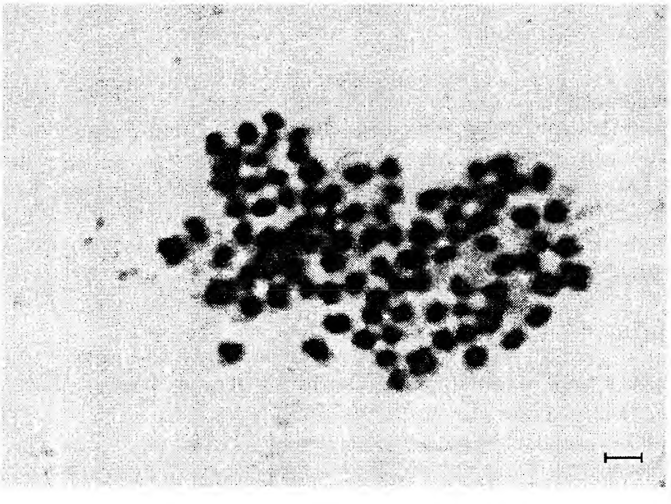


Рис. 2. Кариотип *Amygdalus pedunculata*.

Масштабная линейка — 1 мкм.

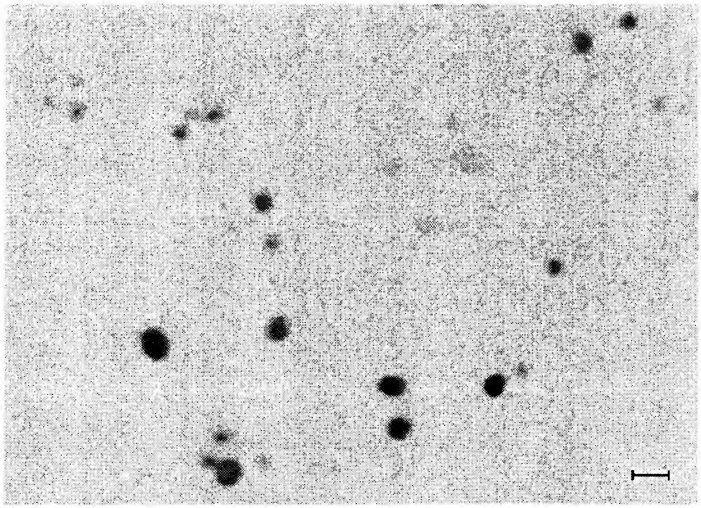


Рис. 3. Разное число ядрышек в интерфазных ядрах *Amygdalus pedunculata*.

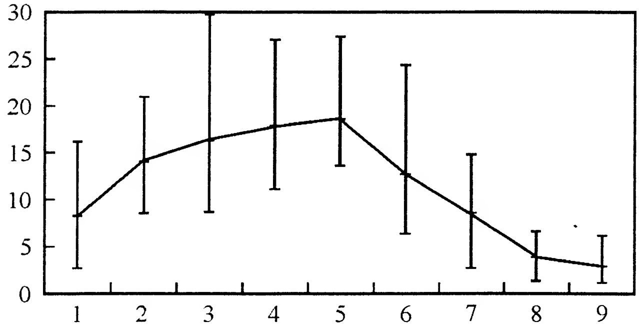


Рис. 4. Число ядрышек в интерфазных ядрах *Amygdalus pedunculata*.

По вертикали — число случаев (встречаемость), %; по горизонтали — число ядрышек, шт.

(14—17 %). При этом абсолютный максимум ядрышек у *A. pedunculata* (29.7 %) приходится на ядра с 3 ядрышками, а минимум — с 9. Полученные материалы позволяют предположить, что в кариотипе миндаля черешкового содержатся 4—5 пар нуклеолярных хромосом, что вполне соответствует тетраплоидному набору. По данным Р. А. Абдушукуровой (1974), диплоидный тип *A. fenzliana* имеет 3 пары ядрышкообразующих хромосом.

Выводы

1. Кариотип миндаля черешкового содержит 32 хромосомы и является тетраплоидом (2n = 4x = 32) с основным числом x = 8. Число хромосом вида определено впервые; зарегистрирован первый полиплоид в роде *Amygdalus*.
2. Бóльшая часть хромосом двуплечие — мета- и субметацентрики; несколько хромосом имеет точечную форму с неопределенным положением центромеры.
3. Интерфазные ядра данного вида содержат от 1 до 9 ядрышек, что дает возможность предположить наличие 4—5 нуклеолярных хромосом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдушукурова Р. А. Кариологические исследования некоторых видов миндаля (*Amygdalus* L.) // Изв. АН Тадж. ССР. биол. наук. 1962. Вып. 2 (9). С. 23—33.

Абдушукурова Р. А. Кариотип *Amygdalus fenzliana* (Fritsch.) Zipsky // Докл. АН Тадж. ССР. 1974. Т. 17. № 4. С. 61—64.

Араратян А. Г. Кариотип миндаля // Докл. АН СССР. 1948. Т. 59. № 1. С. 139—141.

Гриф В. Г. Перспективы развития кариологии растений // Тез. докл. 3-го совещ. по кариологии раст. СПб., 1992. С. 17—18.

Грубов В. И. Определитель сосудистых растений Монголии. Л., 1982. 442 с.

Деревья и кустарники. Покрытосеменные (справочник). Киев, 1974. 591 с.

Красная книга Республики Бурятия. Новосибирск, 2002. 340 с.

Муратова Е. Н. Методики окрашивания ядрышек для кариологического анализа хвойных // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 2. С. 82—86.

Смирнов Ю. А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых // Цитология. 1968. Т. 10. № 12. С. 1601—1602.

Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. 674 с.

Хромосомные числа цветковых растений / Под ред. А. А. Федорова. Л., 1969. 928 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Т. 2. Семейства *Moraceae-Zygophyllaceae* / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 1993. 430 с.

SUMMARY

Results of karyological study of the relic species *Amygdalus pedunculata* Pall. (West Transbaykal area) are presented. The species has tetraploid chromosome number ($2n = 4x = 32$) with the base number $x = 8$. It is the only tetraploid species in the genus *Amygdalus*. Many chromosomes of *A. pedunculata* have two arms and are meta- or submetacentric. Interphase nuclei contain 1—9 nucleoli.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (091)

© Н. С. Голубкова

ВСЕВОЛОД ПАВЛОВИЧ САВИЧ (1885—1972) — УЧЕНЫЙ И ОРГАНИЗАТОР НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ОБЛАСТИ КРИПТОГАМНОЙ БОТАНИКИ

N. S. GOLUBKOVA. VSEVOLOD PAVLOVICH SAVICZ (1885—1972) — THE SCIENTIST AND THE LEADER OF RESEARCH IN CRYPTOGAMIC BOTANY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.05.2003

Рассмотрены жизненный путь В. П. Савича (1885—1972), его роль в развитии основных направлений научных исследований в области споровых растений, организаторская и редакционная деятельность.

Ключевые слова: история науки, лихенология, споровые растения, В. П. Савич.

В 2002 г. исполнилось 30 лет со дня смерти крупнейшего лихенолога нашей страны, заслуженного деятеля науки РСФСР, доктора биологических наук, профессора В. П. Савича (рис. 1).

Талантливый ученый, блестящий организатор, разносторонний и опытнейший редактор, педагог В. П. Савич принадлежал к тому поколению ученых, которое закладывало основы изучения низших растений в нашей стране. Свою научную деятельность В. П. начинал в то время, когда отечественная лихенология, микология, фитопатология, альгология, бриология делали свои первые шаги и проходили период становления. Много сил и энергии В. П. отдал организации исследований по всем разделам споровых растений, тем самым способствуя развитию каждого из них в самостоятельную отрасль ботанической науки.

В. П. Савич родился 6 февраля 1885 г. в Белоруссии в г. Бобруйске.

В 1904 г. в возрасте 19 лет после окончания минской гимназии он переехал в С.-Петербург и поступил в Петербургский университет. Научной деятельностью В. П. начал заниматься в 1906 г., когда профессор Х. Я. Гоби пригласил его на работу в качестве препаратора Ботанического кабинета Петербургского университета и куратора Гербария (рис. 2). Осенью того же года он стал работать в Ботаническом саду Петра Великого (впоследствии преобразованном в Ботанический институт АН СССР).

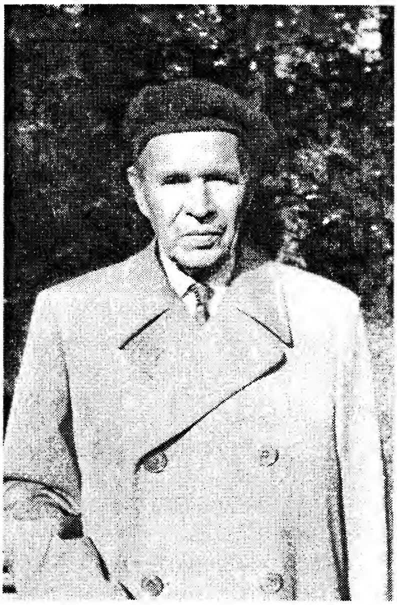


Рис. 1. В. П. Савич (сентябрь 1966 г.).

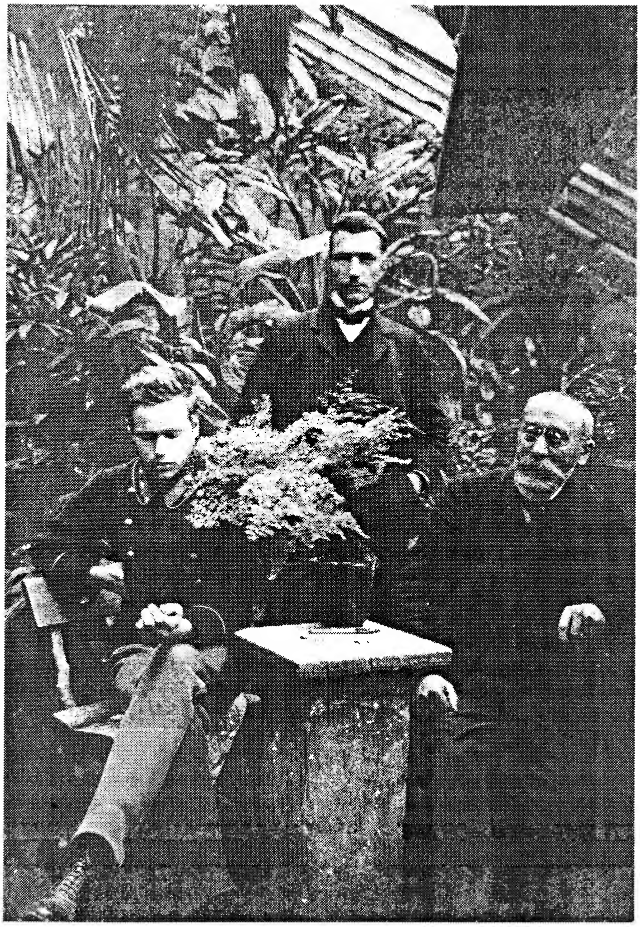


Рис. 2. В. П. Савич в студенческие годы.

Слева направо: В. П. Савич, Л. Г. Раменский, Х. Я. Гоби.

Сразу после прихода в Ботанический сад В. П. начал специализироваться в области изучения флоры и систематики лишайников под руководством крупнейшего лихенолога и альголога А. А. Еленкина (рис. 3). Большое влияние на формирование молодого Савича как ученого оказал В. Л. Комаров, у которого в 1907—1912 гг. он работал ассистентом на высших женских курсах. В 1907 г. В. П. совместно с Л. Г. Раменским и под руководством В. Л. Комарова провел свое первое экспедиционное исследование растительности Ямбургского и Гдовского уездов Петербургской губернии. В 1908 г. прочитал свой первый доклад в Обществе естествоиспытателей на тему «Из жизни лишайников в западной части Петербургской губернии и прилегающей части Эстландской». В это же время проявились и научно-организационные способности В. П. Он стал секретарем Студенческого ботанического кружка при Петербургском университете и секретарем Межкружковой организации студенческих научных кружков университета, руководимой профессором В. М. Шимкевичем (впоследствии академиком) (Голлербах, Полянский, 1955).

Особенно большое значение для формирования его как ученого имела экспедиция на Камчатку (1908—1910) под руководством В. Л. Комарова, в которой он принял участие в качестве специалиста по споровым растениям. В. П. привез с Камчатки и из Южно-Уссурийского края большую и ценную коллекцию лишайников, водорослей

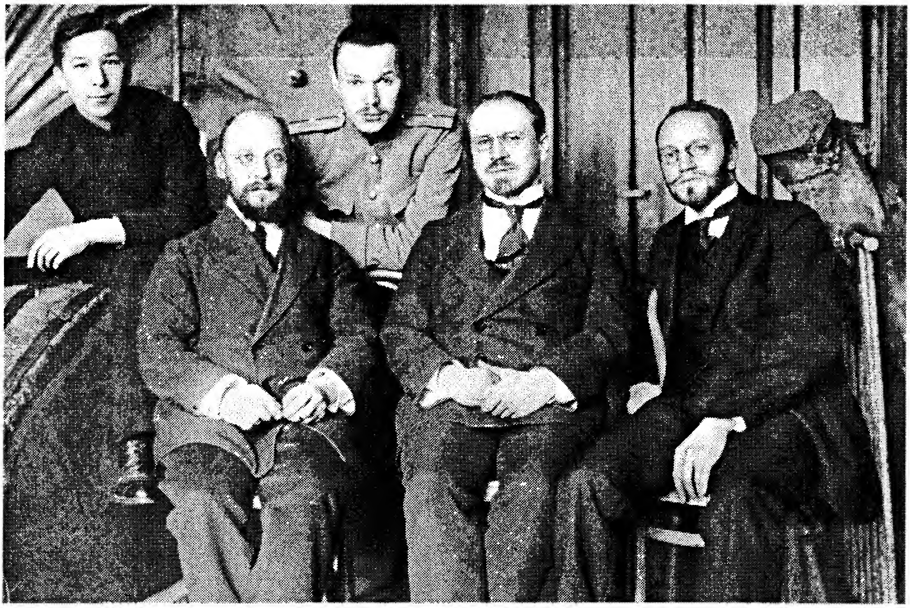


Рис. 3. Сотрудники Ботанического сада.

В первом ряду, сидят (слева направо): А. Н. Данилов, А. А. Еленкин, В. М. Арнольди; во втором ряду, стоят: И. Бекетов, В. П. Савич (1914 г.).

(пресноводных и морских), грибов, мхов. Серьезное отношение к гербарным сборам во многом определило его дальнейшее трепетное отношение к гербарию как к очень важному источнику научной информации.

Незаурядный ум, исключительное трудолюбие, огромная увлеченность объектом своего исследования — лишайниками позволили В. П. в короткий срок стать одним из ведущих лихенологов нашей страны.

Неутомимый полевой исследователь В. П. Савич — участник многих экспедиций. Только в период с 1908 по 1930 г. он участвовал в 7 экспедициях, таких как Камчатская (1908—1910), Петербургская (1907), Олонецкая научная экспедиция (1920—1924), Белорусская ботаническая экспедиция (1923—1924), Астраханская (1926), Мурманская (1927). В 1930 г. он работал в составе арктической экспедиции, руководимой знаменитым О. Ю. Шмидтом, во время которой он изучал лишайники на островах Новой Земли, Земли Франца-Иосифа, Северной Земли (рис. 4).

Обширные привезенные и обработанные им коллекции лишайников легли в основу лихенологического гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), который благодаря усилиям В. П. Савича, А. А. Еленкина и других специалистов постепенно превратился в один из крупнейших коллекционных фондов мира. Работа с гербарием всегда занимала особое место в деятельности В. П. и впоследствии. Будучи уже широко известным ученым, он всегда находил время для инсерации поступающих коллекций лишайников, выделению дублетов, обмену гербарными образцами с отечественными и зарубежными гербариями.

В. П., обрабатывая собственные сборы, а также коллекции лишайников, собранные рядом других исследователей — Р. Ф. Ниманом, И. В. Палибиным, Р. П. Поле, К. В. Регелем, Б. Н. Городковым и др., публикует многочисленные статьи, в которых приводятся обширные данные о видовом составе лишайников различных районов России. Огромное значение в деле познания флоры лишайников нашей страны имела также опубликованная В. П. Савичем совместно с А. А. Еленкиным книга «Введение во флору лишайников Сибири и Средней Азии» (1950). Книга содержала рефераты лихенологических работ по Сибири и Туркестану и систематический список видов, извест-

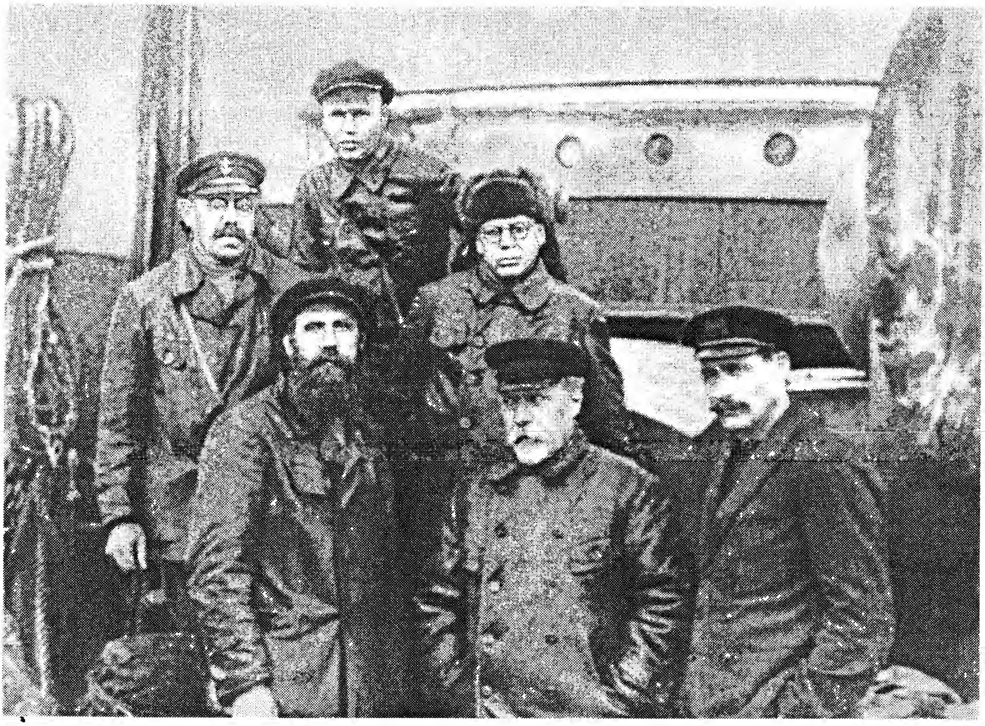


Рис. 4. Участники арктической экспедиции 1930 г. на ледокольном пароходе «Георгий Седов». В первом ряду: О. Ю. Шмидт, Б. Л. Исаченко, В. И. Воронин; во втором: Р. Л. Самойлович, В. П. Савич, В. Ю. Визе.

ных для этих регионов до 1940 г. Тем самым была заложена основа для развития исследований в области флористики лишайников.

Читая работы В. П., можно видеть, что наряду с характеристикой видового состава той или иной флоры в них содержатся данные по морфологии видов лишайников, особенностям их местообразования, экологии. В. П. был в числе первых лихенологов, которые начали изучать лишайниковые сообщества. Достаточно вспомнить его работы «К изучению лишайниковых формаций и лишайников Восточного болотного района Псковской губернии» (1913) и «Формации споровых растений (преимущественно лишайников) Кисловодского курортного парка в Синих горах (Терской области)» (1916).

В. П. был наделен тем качеством, которое совершенно необходимо любому ученому, специализирующемуся в области систематики растений, он имел «хороший глаз систематика». Многие описанные им формы и разновидности в настоящее время в результате углубленных исследований монографов переведены в хорошие, всеми признаваемые виды.

В дальнейшем В. П. занимается монографическими исследованиями. Так, в 1950 г. он опубликовал «Конспект к флоре лишайников сем. *Umbilicariaceae* СССР», основанный на результатах его многолетнего морфолого-систематического изучения умбиликариевых лишайников. По существу это была первая отечественная монографическая лихенологическая работа. Она легла в основу обработки этой группы для 5-го выпуска «Определителя лишайников СССР» (Голубкова, Савич, 1978). Для 3-го выпуска того же издания В. П. обработал роды *Solorina* и *Solorinella*.

Прекрасный систематик, В. П. много сил отдавал изданию эксикат по лишайникам «Lichenotheca Rossica», которое снискало себе славу одного из лучших изданий подобного рода. Всего им было издано 22 декады, тиражом от 70 до 100 экземпляров.

Уже в преклонном возрасте он продолжал постоянно проводить сборы лишайников для очередных декад эксикат в окрестностях Ушково, где он много лет жил на даче, а также предпринял поездки в Хибины и на Урал.

Трудно перечислить весь тот огромный и ценный материал, который содержится в публикациях В. П. Савича. Всего им было опубликовано 180 научных работ. Благодаря его научным публикациям, а также научным работам других специалистов в области споровых растений в первой половине XX столетия был заложен прочный фундамент для развития флористических, систематических, морфологических, экологических и биохимических исследований в области низших растений в нашей стране (Андреев, 1999).

В. П. был прекрасным научным организатором. Вся его творческая жизнь связана с Ботаническим институтом. Свою научную деятельность он начинал в 1906 г. с должности практиканта, а затем препаратора. В 1913 г. он был назначен на штатную должность консерватора, а через 7 лет в 1920 г. — «консерватора высшего оклада». В 1922 г. Ученый совет избирает его помощником директора, в 1925 г. — ученым секретарем Ботанического сада. После перехода Сада в 1930 г. в ведение АН СССР и преобразования его в Ботанический ин-т в 1932 г. Президиум АН СССР назначил В. П. заместителем директора института, каковым он являлся до 1937 г. В 1934 г. В. П. Савичу была присуждена степень доктора биологических наук без защиты диссертации, в 1939 г. он был утвержден в звании профессора. С января 1932 г. В. П. был назначен заведующим Отделом споровых растений института, которым бессменно руководил до марта 1960 г. В 1963 г. он ушел на пенсию в возрасте 75 лет, но продолжил научную и редакционную деятельность вплоть до 1972 г., когда несчастный случай вырвал его из жизни.

Блестящие способности ученого-организатора особенно ярко проявились у В. П. на посту заведующего Отделом споровых растений. При образовании этого отдела в 1932 г. в его состав вошли ранее самостоятельно существовавшие Отдел фитопатологии, Отдел гидробиологии Ботанического ин-та и Гербарий споровых растений Ботанического музея АН СССР. В. П., сосредоточив в одном месте богатейший гербарий споровых растений, объединил силы специалистов разного профиля на осуществление единой общей задачи — составление флоры споровых растений СССР. Постепенно он добился того, что руководимый им Отдел, объединяющий в своем коллективе высококвалифицированных специалистов в области всех разделов споровых растений, стал высоко авторитетным научным учреждением не только у нас в стране, но и за рубежом (рис. 5). О высокой творческой атмосфере, которая царила в Отделе, свидетельствуют многочисленные публикации сотрудников его коллектива.

Благодаря усилию и умелому руководству В. П. увидели свет такие капитальные труды сотрудников Отдела, как «Синезеленые водоросли СССР» в 3 томах А. А. Еленкина, «Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа» А. С. Бондарцева, «Обзор ржавчинных грибов СССР» А. Г. Траншеля, «Паразитные несовершенные грибы» Б. П. Каракулина и Н. И. Васильевского (2 тома), «Сфагновые (торфяные) мхи европейской части СССР» Л. И. Савич-Любицкой, серия определителей по морским водорослям А. Д. Зиновой, «Определитель съедобных и ядовитых грибов» Б. П. Василькова и многие другие монографии и определители. Его инициативе и энергии мы обязаны жизнью такого авторитетного издания, как «Флора споровых растений». Было издано 8 томов «Флоры», в 6 из них В. П. был ответственным редактором. Они включали в себя монографические обработки десмидиевых водорослей (Е. К. Косинская), ржавчинных грибов сем. Мелампсоровые (В. Ф. Купревич, А. Г. Траншель), ежовиковых грибов (Е. Л. Николаева) и др. Он был ответственным редактором «Трудов Ботанического института АН СССР. Серии II — Споровые растения», в рамках этого издания увидела свет монография К. А. Рассадиной, посвященная лишайникам рода цетрария, работа В. П. Савича о подводных лишайниках и многие другие интересные в научным отношении публикации по споровым растениям. В 1949—1950 гг. коллективом альгологов под руководством А. И. Прошкиной-Лавренко было опубликовано такое авторитетное издание, как «Диатомовый анализ» в 3 томах, которое было удостоено Сталинской

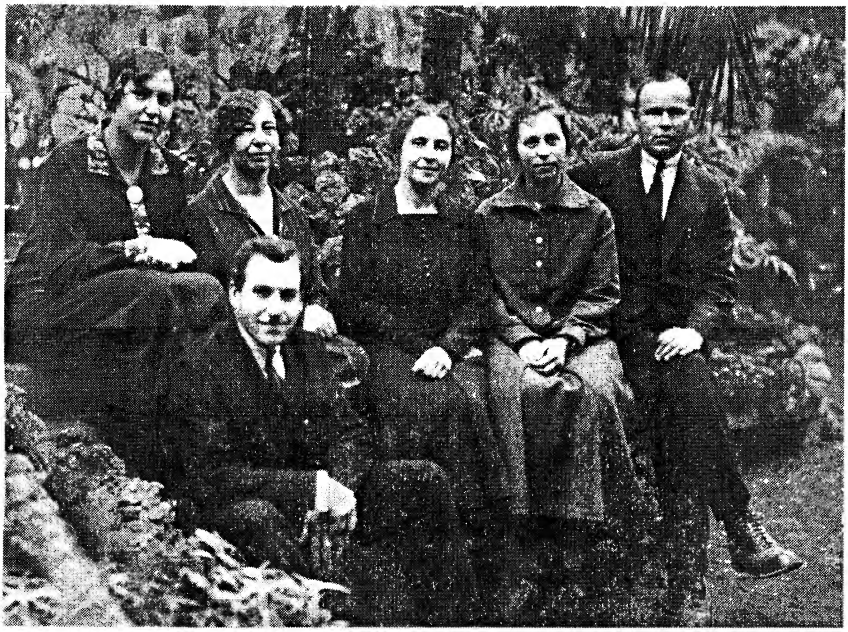


Рис. 5. Группа активных членов лихено-бриологического кружка при Отделе споровых растений Ботанического ин-та в 1925 г.

В первом ряду: А. А. Корчагин; во втором (слева направо): К. А. Рассадина, Л. И. Савич-Любицкая, А. И. Беляева-Санкова, З. Н. Смирнова, В. П. Савич.

премии. Именно В. П. восстановил в 1941 г. прервавшееся в 1926 г. серийное издание «Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР» и довел его до 15-го тома. Затем он стал ответственным редактором ежегодника «Новости систематики низших растений», сменившего в 1964 г. предыдущую серию. Несмотря на то что с 1963 г. В. П. был на пенсии, он с неизменной энергией и трудолюбием выполнял обязанности ответственного редактора ежегодника, ставшего, как ранее «Ботанические материалы...», его любимым детищем. В нетерпеливом ожидании корректуры 9-го тома «Новостей» его застала смерть. Личный вклад В. П. в редактирование всех перечисленных изданий был огромен. Все эти научные публикации получили широкую известность как в нашей стране, так и за рубежом, на их материалах училось не одно поколение специалистов — микологов, альгологов, бриологов, лихенологов.

Особое внимание В. П. уделял внедрению в практику данных, полученных учеными Отдела споровых растений. После Великой Отечественной войны В. П. Савич совместно с В. Ф. Купревичем организует в Отделе споровых растений экспериментальные биохимические исследования лишайников, в результате которых были изучены на антибиотические свойства ряд лишайниковых кислот (рис. 6). Эти исследования завершились получением нового медицинского препарата — натриевой соли усниновой кислоты, или «БИНАН». Он наладил также творческое содружество Отдела с парфюмерным производством по улучшению заводской продукции резиноида, используемого при приготовлении духов.

Много сил и энергии сотрудники Отдела споровых растений, в их числе и В. П. Савич, отдавали подготовке специалистов как для Ботанического института, так и для других научных учреждений нашей страны, особенно для академий наук союзных республик, а также зарубежных стран. Так, в 1950—1960-х годах под руководством В. П. учились в аспирантуре БИН и успешно защитили диссертации Ц. Н. Инашвили (Грузия), А. В. Питеранс (Латвия), А. В. Домбровская (Полярно-Альпийский ботанический

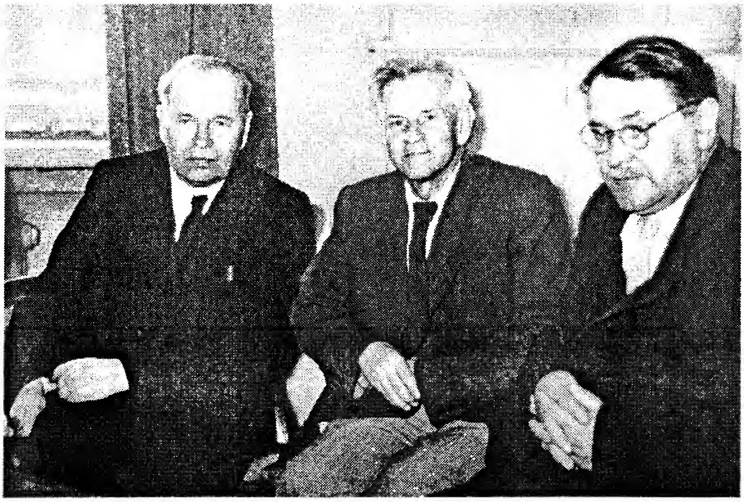


Рис. 6. В. П. Савич, П. А. Баранов, И. Ф. Купревич (1957 г.).

сад-институт), К. А. Рябкова (Свердловский пединститут), Н. С. Голубкова (БИН), из зарубежных лихенологов — Вэй Цзян-чунь (Китай), которые впоследствии зарекомендовали себя как высококвалифицированные специалисты в области лихенологии (рис. 7, 8).

Организационная и редакторская деятельность В. П. далеко выходила за рамки изданий только по споровым растениям. Многие годы он был членом редколлегии «Ботанического журнала». В. П. Савич также являлся одним из организаторов и редакторов журнала «Советская ботаника» (1933—1937 гг.). В течение 16 лет, с 1936 по 1951 г., он являлся ответственным редактором журнала «Природа» (Успенская, 1985).

Личный труд, который вкладывал В. П. в редактирование всех этих периодических изданий, был огромен. Еще перед войной, в 1940 г., С. И. Вавилов писал, что ему как председателю редакционной коллегии журнала «Природа» пришлось работать вместе с В. П. Савичем в течение 5 лет, причем основная тяжесть редакционной работы всегда

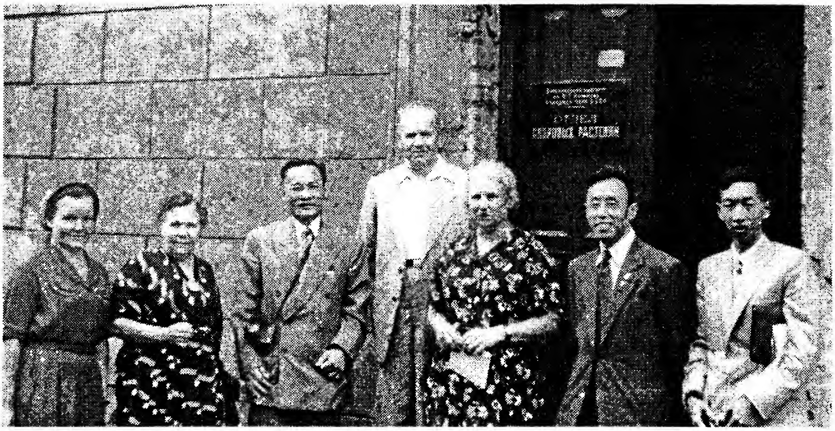


Рис. 7. В. П. Савич в кругу сотрудников Отдела споровых растений и китайских коллег.

Слева направо: А. Л. Абрамова, А. И. Прошкина-Лавренко, Вэй Цзян-чунь, В. П. Савич, А. Д. Зинова, китайские ученые (1962 г.).

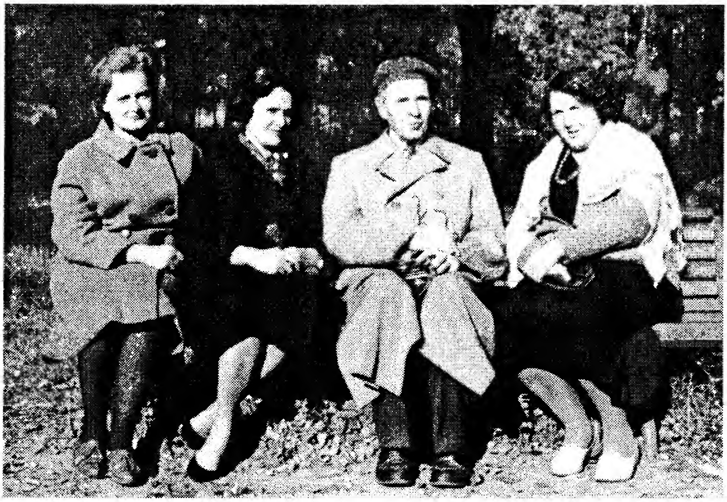


Рис. 8. В. П. Савич в кругу лихенологов.

Слева направо: Т. Пийн, Н. С. Голубкова, В. П. Савич, К. А. Рассадина (1966 г.).

ложилась на В. П. При этом С. И. добавлял, что «ему приходится вести несомненно самое трудное периодическое издание в стране...» (Успенская, 1985). И в трудное время Отечественной войны журнал «Природа» продолжал выходить; в эвакуации в Казани проходили заседания редакционной коллегии журнала в составе С. И. Вавилова, Л. А. Орбели, В. П. Савича.

Вот, что писал В. П. в своих записях по поводу своей работы в качестве редактора журнала «Природа» в годы войны в г. Казани, куда он был вывезен из осажденного Ленинграда в состоянии дистрофии 2-й степени: «Я лично, оправившись от болезни лишь к концу 1944 г., был не только ответственным редактором, но и заведующим редакцией, и секретарем, и машинисткой, и техредом, вычитчиком, корректором, курьером, сидел по вечерам в типографии за корректора типографии». Такая же полная отдача характерна для В. П. во всех областях его многогранной деятельности.

В. П. принадлежал к тому поколению ученых, которые прошли славный, но трудный жизненный путь. Они были участниками революции, вынесли на своих плечах все тяготы и ужасы I и II мировых войн и послевоенной разрухи, пережили трудное время культа личности, но при этом сумели сделать в науке очень многое и оставить всем нам богатое наследие.

В. П. писал: «Оглядываясь на прошлое, я удивляюсь, откуда брались силы на все это. Очевидно, воля к победе... провела меня вместе с миллионами советских людей по ухабистой дороге того времени и дала необходимые силы».

Научные и трудовые заслуги В. П. Савича были отмечены 6 правительственными наградами, в том числе орденом Трудового Красного Знамени и орденом Ленина. В 1947 г. ему было присуждено звание заслуженного деятеля науки РСФСР. Именем В. П. Савича были названы многие таксоны растений, лишайников и грибов: *Potentilla saviczii* Schischkin et Komarov, *Stereocaulon saviczii* Du Rietz, *Lecania saviczii* Novrus., *Lecidea saviczii* Tomin, *Cetraria saviczii* Oxner et Rass., *Cetraria nivalis* var. *saviczii* Rass., *Umbilicaria saviczii* Llano, *Armillariella saviczii* Singer, *Melanomma saviczii* Gucevicz, *Pocosphaera saviczii* Gucevicz, *Pyrenophora saviczii* Gucevicz, *Trichophysalospora saviczii* Lebedeva.

Выдающейся ученый, глубоко преданный своему делу, В. П. Савич в течение 66 лет трудился в стенах Ботанического института, отдавая все свои силы ботанической науке.

В. П. умер в 1972 г. на 88-м году жизни в результате трагического случая. При переходе Каменноостровского (бывшего Кировского) проспекта рядом с улицей Проф. Попова он был сбит машиной и вскоре скончался в больнице после операции, связанной с полученной травмой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреев М. П. К 100-летию Спорового гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) // Новости сист. низш. раст. Т. 33. 1999. С. 5—14.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Заслуженный деятель науки профессор В. П. Савич. К 70-летию со дня рождения // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 2. С. 281—286.

Успенская Н. В. «Природа» в годы Великой Отечественной войны // Природа. 1985. № 5. С. 88—100.

SUMMARY

The biography of V. P. Savicz (1885—1972) is outlined, his role in creation of new branches of research in cryptogamic botany, and his administrative and editorial activity are illuminated.

УДК 58 (091) Бот. журн., 2003 г., т. 88, № 10

© Г. И. Родионенко

ВОСПОМИНАНИЯ О Ф. С. ПИЛИПЕНКО (1913—1980)

G.I. RODIONENKO. REMINISCENCES OF F. S. PILIPENKO (1913—1980)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 13.05.2003

Жизнь известного дендролога, доктора биологических наук Фёдора Семеновича Пилипенко (1913—1980) была сложной и нелегкой. В период коллективизации и раскулачивания его родители были увезены с Полтавщины в далекие северные края. Ф. С. же удалось бежать и, скитаясь по стране, он нашел пристанище на Черноморском побережье Кавказа. Оборванного и босого, его приняли на опытную станцию Всесоюзного института растениеводства (ВИР) в Сухуми. В это время я жил рядом с дендропарком Сухумского ботанического сада и часто посещал его. Однажды в 1937 г. в аллее слоновых пальм (*Jubea spectabilu*) я встретил голубоглазого паренька. Им оказался Федор Семенович. Завязалась дружба, длившаяся десятилетия, вплоть до его кончины.

Дендропарк Смецкого[1] — место сказочный красоты, насыщенное экзотическими субтропическими культурами (пальмами, соснами, гинкго и т. д.). Он стал как бы второй родиной Ф. С.; здесь раскрылись его редкостные дарования как дендролога. Этому способствовал и коллектив станции ВИР, слаженно работающий, созданный академиком Николаем Ивановичем Вавиловым, который и сам нередко посещал станцию, бывшую одним из его любимых детищ. В одно из посещений Н. И. Вавилову представили нового сотрудника — Ф. С. Пилипенко, который сразу понравился академику. Он отправил талантливого юношу в длительную командировку в Крым, в Никитский ботанический сад для изучения субтропической флоры. Позже Ф. С. с удивлением узнал, что командировочные расходы оплачиваются из личных средств академика Н. И. Вавилова.

По возвращения из Крыма Ф. С. успешно продолжил работу на станции, дав целую серию замечательных статей, посвященных видам родов бамбук (*Bambusa*), агава (*Agave*) и других растений.

---

[1] Дендропарк Смецкого — это бывшее имение Николая Николаевича Смецкого, владельца этих мест, расположенных в окрестностях г. Сухуми.

Великая Отечественная война прервала научную деятельность Ф. С. Будучи призванным в ряды Красной Армии, он вскоре оказался участником одной из неудачных операций по освобождению Крыма. Здесь он вместе с другими солдатами попал в окружение и был взят в плен. Из крымского лагеря военнопленных Ф. С. бежал, но был пойман и отправлен в Германию в один из самых страшных лагерей — Дахау. Чудом ему удалось там выжить.

По окончании войны Федор Семенович вновь приступил к работе на станции ВИР, но затем переехал в совхоз «Южные культуры», неподалеку от г. Адлер в качестве сотрудника опорного пункта Главного Ботанического сада в г. Сочи, где его заметил профессор С. Я. Соколов, который содействовал впоследствии (в 1953 г.) его переводу в Отдел Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

Главным объектом исследований Ф. С. стал и оставался им до конца жизни род эвкалипт (*Eucalyptus*). По этой теме защищена докторская диссертация, и Ф. С. стал незаменимым консультантом дендрологических садов Черноморского побережья Кавказа.

В Ботаническом институте он был одним из основных авторов многотомного издания «Деревья и кустарники СССР».

Велика была роль Ф. С. в интродукции на Черноморское побережье многочисленных видов и форм эвкалипта и других представителей субтропической флоры.

В одной из своих последних поездок на Черноморское побережье в 1986 г., бродя по парку «Южные культуры», я оказался в эвкалиптовой роще, посаженной еще руками Федора Семеновича Пилипенко. Глядя на их могучие кроны, я с сердечной печалью и благодарностью вспомнил о своем друге.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (471.34 + 471.53)

© О. Г. Баранова

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ФЛОРЕ ВЯТСКО-КАМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 10 ЛЕТ (с 1993 по 2002 г.)

O.G. BARANOVA. BIBLIOGRAPHIC LIST OF THE BASIC PUBLICATIONS ON THE FLORA OF THE VYATKA-KAMA INTERFLUVE FOR THE LAST 10 YEARS (1993—2002)

Удмуртский государственный университет
426034 Ижевск, ул. Университетская, 1
E-mail: ob@uni.udm.ru

Поступила 22.04.2003

Приводится краткий обзор 105 работ по флоре Вятско-Камского междуречья за 1993—2002 гг.

Ключевые слова: библиография, флора, Вятско-Камское междуречье.

В последнее десятилетие (с 1993 по 2002 г.) по флоре Вятско-Камского междуречья (ВКМ) и сопредельных территорий появилось большое количество работ, выпущенных преимущественно региональными издательствами, мало знакомых флористам России. Поэтому целью настоящей статьи является ознакомление коллег с публикациями по флоре крупной в Приуральском регионе территории.

В статье не приведены флористические и систематические работы для территории Европейской России, где имеются указания на флору ВКМ и ряд малоинформативных источников.

1993

Баранова О. Г. *Axyris hybrida* L. — новый заносный вид флоры Удмуртии // Тез. докл. «Флора и растительность антропогенных местообитаний» / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 1993. С. 17—18. (Отмечен в пойме р. Камы у с. Ныргында).

Гладкова В. Н., Ильминских Н. Г. *Dracocephalum parviflorum* Nutt. (*Lamiaceae*) — новый заносный вид во флоре России // Новости сист. высш. раст. 1993. Т. 29. С. 117—118. (Найден на хлебоприемном предприятии г. Кирова).

Козьминых Т. В. Коллекция гербария ученых-фондообразователей А. Е. Теплоухова, Ф. А. Теплоухова, П. В. Сюзева: Каталог коллекции из собрания Пермского областного краеведческого музея. Пермь, 1993. 175 с. (Гербарные этикетки сохранившихся сборов).

Овеснов С. А., Козьминых Т. В. О находках *Sanicula giraldii* (*Apiaceae*) в Пермской области // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 7. С. 85—87. (Дана карта распространения вида).

Пузырев А. Н. О находках экзотических сорных растений в д. Саркуз Кизнерского р-на Удмуртской Республики // Тез. докл. «Флора и растительность антропогенных местообитаний» / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 1993. С. 93—96. (12 видов заносных растений).

Пузырев А. Н. Новые находки адвентивных злаков в Удмуртии // Укр. бот. журн. 1993. Т. 50. № 3. С. 128—130. (11 видов).

Тарасова Е. М. Динамика редких аборигенных видов при урбанизации среды // Совещ. зав. кафедрами ботанических дисциплин университетов РФ. Ижевск, 1993. С. 44—45. (Выделяется 3 группы редких видов).

1994

Баранова О. Г. Сравнительный анализ локальных флор Удмуртии // Матер. III рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Актуальные проблемы сравнительного изучения флор». Кунгур, 1988. СПб., 1994. С. 97—106. (Таксономический и географический анализ 5 локальных флор).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В., Тычинин В. А. Итоги изучения флоры и растительности в окрестностях г. Камбарки // Вестн. Удм. ун-та. 1994. Спец. вып. С. 122—142. (Анализ флоры, насчитывающей 924 вида, и характеристика 5 ботанических памятников природы).

Ильминских Н. Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды (на примере городов Вятско-Камского края): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 36 с. (1913 видов для городских флор региона: Елабуга — 1007, Сарапул — 1132, Ижевск — 1242, Глазов — 986, Киров — 1162).

Дмитриев А. В., Абрамов Н. В., Миниинзон И. Л., Папченков В. Г., Пузырев А. Н., Раков Н. С., Силаева Т. Б. О распространении *Ambrosia artemisifolia* (*Asteraceae*) в Волжско-Камском крае // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 1. С. 79—84.

Киселева Т. М., Тарасова Е. М. К анализу редких и охраняемых растений юга области // Муниципальные проблемы природопользования. Кирово-Чепецк, 1994. С. 30—31. (19 редких и 8 новых для области видов).

Тарасова Е. М. Новые виды для флоры Кировской области // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 12. С. 93—96. (8 новых аборигенных и заносных видов).

1995

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г. Сибирский элемент во флоре Удмуртии // Тез. докл. «Проблемы изучения растительного покрова Сибири». Томск, 1995. С. 22—24. (85 представителей сибирской флоры отмечены в Удмуртии).

Баранова О. Г., Тарасова Е. М. О новых и редких растениях во флоре Вятско-Камского региона // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 110—113. (7 новых видов для флоры Удмуртии, 4 — для Кировской области и 18 редких).

Капитонова О. А. О новых находках ветреницы Коржинского в Удмуртии // Тез. докл. 2-й Рос. унив.-акад. науч.-практ. конф. Ижевск, 1995. Ч. 2. С. 23—24. (2 находки в г. Ижевске).

Красная книга Республики Татарстан: Животные, растения, грибы. Казань: Изд-во Природа и ТОО Стар, 1995. 452 с. (211 видов сосудистых растений, из них 20 для ВКМ).

Козьминых Т. В. Флора подзоны южной тайги в пределах Пермской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 16 с. (1067 видов сосудистых растений, относящихся к 420 родам и 102 семействам).

Овеснов С. А., Москвина Н. В., Титова И. А. К флоре Коми-Пермяцкого автономного округа // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 1995. Вып. 1. С. 4—13. (Таксономический, биологический и географический анализы флоры, насчитывающей 937 видов и подвидов).

Туганаев В. В., Баранова О. Г., Ильминских Н. Г. Очерк растительного покрова окрестностей городища Иднакар // Матер. исследований городища Иднакар IX—XIII вв. Ижевск: Удм. ин-т истории, языка и лит., 1995. С. 167—187. (Список 528 видов).

Шадрин В. А. Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 1995. Вып. 3. С. 104—115. (Указаны представители 3 групп реликтов).

1996

Красная книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Ред. В. Н. Большаков, П. Л. Горчаковский. Екатеринбург, 1996. 279 с. (145 видов, из них 45 для ВКМ).

1997

Ануфриев Г. А., Силаева Т. Б., Тарасова Е. М., Урбанавичуте С. П. Компьютерный банк данных по флорам сосудистых растений заповедных территорий Ассоциации «Средняя Волга» // Третье совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях». СПб., 1997. С. 9. (База данных по флоре заповедника «Нургуш»).

Баранова О. Г. Основные лесные растения и их практическое использование // Леса Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1997. С. 67—141. (Характеристика основных лесных растений).

Баранова О. Г. Редкие и исчезающие растения // Там же. С. 142—161. (Распространение 84 редких видов).

Баранова О. Г. Флора лесов Удмуртии // Там же. С. 280—290. (Аннотированный список 408 видов).

Баранова О. Г. Встречаемость — критерий редкости растений // Проблемы региональной Красной книги: Сб. науч. тр. / Ред. С. Л. Есюнин и др. Пермь. 1997. С. 22—23. (46 видов имеют в УР по 1 местонахождению, 38 — по 2, 16 — по 3).

Ильминских Н. Г. Конспект флоры Танаевского леса // Растительный и животный мир национального парка «Нижняя Кама». Ижевск, 1997. С. 27—37. (256 видов, включая гибриды и адвентивные растения).

Капитонова О. А. Материалы к флоре водоемов Удмуртии // Тез. докл. X Всерос. конф. молодых ученых «Проблемы экологии, биоразнообразия и охраны прибрежно-водных экосистем». Борок, 1997. С. 8—10. (Анализ 210 гидрофильных видов).

Куликов П. В. О распространении, категориях редкости и мерах охраны орхидных Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Сб. науч. тр. / Ред. С. Л. Есюнин и др. Пермь, 1997. С. 80—82. (Приведены местонахождения наиболее редких видов).

Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь, 1997. 252 с. (Аннотированный список 1580 видов).

Овеснов С. А. Флористические находки в Пермской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 11. С. 91—97. (Местонахождения 88 редких видов, из них 43 новых).

Овеснов С. А., Титова И. А. База данных гербария Пермского университета // Тез. докл. Третьего совещ. «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях». СПб., 1997. С. 38. (Структура базы данных гербария).

Овеснов С. А., Чугайнова Е. Г. Распространение видов рода прострел (*Pulsatilla* Hill) в Пермской области // Проблемы региональной Красной книги: Сб. науч. тр. / Ред. С. Л. Есюнин и др. Пермь, 1997. С. 95—97. (Особенности распространения 4 видов).

Тарасова Е. М. Дополнение к флоре Кировской области // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 115—116. (27 новых видов для области, из них 21 адвентивный).

Титова И. А. Флора Коми-Пермяцкого автономного округа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1997. 18 с. (925 видов из 358 родов и 96 семейств).

Титова И. А. Распространение видов растений Красной книги Среднего Урала в Коми-Пермяцком автономном округе // Проблемы региональной Красной книги:

Сб. науч. тр. / Ред. С. Л. Есюнин и др. Пермь, 1997. С. 106—108. (Распространение 41 вида).

1998

Баранова О. Г. Анализ остепненных парциальных флор Удмуртии // Матер. IV рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики». Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 225—232. (Таксономический и географический анализ 15 склоновых и пойменных лугово-степных парциальных флор).

Баранова О. Г. Редкие и исчезающие виды растений // Природа Ижевска и его окрестностей: Сб. ст. / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 1998. С. 185—192. (87 редких растений).

Баранова О. Г. Об охране растений в Удмуртской Республике // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. СПб., 1998. Т. 2. С. 240. (Об инвентаризации видового состава).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Флористические находки в Удмуртии // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 5. С. 114—115. (6 новых видов).

Ильминских Н. Г. Экотонный эффект и феномен урбаногенной флористической аномалии // Матер. IV рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики». Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 233—243. (Экотонным эффектом обосновывается повышенное флористическое богатство урбанизированной среды на примере городов ВКМ).

Ильминских Н. Г. Урбанистические градиенты во флоре // Матер. IV рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики». Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 244—250. (Новая модель урбанистических градиентов, построенная на основе изучения флор городов ВКМ).

Ильминских Н. Г. О проблеме унификации флоры // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. СПб., 1998. Т. 2. С. 217—218. (Современный состав и историческая динамика флоры городов).

Ильминских Н. Г., Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Конспект флоры г. Ижевска и его окрестностей // Природа Ижевска и его окрестностей: Сб. ст. / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 1998. С. 81—170. (1344 вида, в том числе 650 адвентивных).

Козьминых Т. В. Некоторые итоги анализа флоры подзоны южной тайги в пределах Пермской области // Матер. IV рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики». Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 305—309. (Таксономический и эколого-биологический анализ флоры, насчитывающей 1067 видов).

Пузырев А. Н. Растения-иммигранты // Природа Ижевска и его окрестностей: Сб. ст. / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 1998. С. 193—196. (Рассмотрены основные способы иммиграции растений в г. Ижевске).

Овеснов С. А. Флора Пермской области и ее анализ: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1998. 28 с. (1580 видов и подвидов дикорастущих растений).

Овеснов С. А. Некоторые итоги изучения флоры Пермской области // Матер. IV рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Изучение биологического разнообразия методами сравнительной флористики». Березинский биосферный заповедник, 1993. СПб., 1998. С. 300—304. (История изучения флоры с 1875 по 1992 г.).

Тарасова Е. М. Баланс местного и адвентивного компонентов в современной флоре г. Кирова // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков. СПб., 1998. Т. 2. С. 228. (1144 вида, из них 45, вероятно, исчезнувшие).

1999

Баранова О. Г. Новые местонахождения редких растений в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. разнообразие. 1999. № 5. С. 123—126. (23 редких вида).

Баранова О. Г. Флористические материалы для организации природного парка «Каракулинское Прикамье» // Там же. С. 126—130. (О распространении редких растений на территории ООПТ и уникальных флористических участках).

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Науменко Н. И. Локальная флора «Кудрино» Воткинского района Удмуртии // Там же. С. 113—123. (Анализ флоры и список 596 видов).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Флора национального парка «Нечкинский» // Там же. С. 92—113. (Анализ флоры, насчитывающей 746 видов, и особенности распространения 69 редких растений).

Баранова О. Г., Веселкова Н. Р., Пузырев А. Н. Итоги изучения флоры Увинского района // Тез. докл. 4-й Рос. универ.-акад. науч.-практич. конф. / Ред. В. А. Журавлев, С. С. Савинский. Ижевск, 1999. Ч. 2. С. 96—97. (807 видов, из них 134 адвентивных; 30 новых для района).

Баранова О. Г., Веселкова Н. Р., Пузырев А. Н. Кокманский ботанический заказник // Там же. С. 91—92. (Краткое обоснование создания заказника).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Новые аборигенные виды флоры Удмуртии // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 8. С. 120—123. (13 новых для Удмуртии аборигенных видов растений).

Камелин Р. В., Овеснов С. А., Шилова С. И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. Пермь, 1999. 83 с. (208 видов неморального комплекса).

Капитонова О. А. Флора водоемов окрестностей биостанции «Сива» // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. разнообразие. 1999. Вып. 2. № 5. С. 130—135. (Анализ флоры и список 106 видов).

Капитонова О. А. Новые данные по флоре водоемов Удмуртии // Там же. С. 135—137. (3 новых и 5 редких видов).

Козьминых Т. В. Конспект флоры подзоны южной тайги Пермской области (экология и современное состояние). Пермь, 1999. 180 с. (Аннотированный список 1069 видов).

Папченков В. Г. Закономерности зарастания водотоков и водоемов Среднего Поволжья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 48 с. (Характеристика водной флоры юга ВКМ).

Чугайнова Е. Г. Род Лютик (*Ranunculus* L.) Вятско-Камского края: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1999. 15 с. (49 видов из 10 секций).

Чугайнова Е. Г. Новые виды рода *Ranunculus* (*Ranunculaceae*) из Пермского Предуралья // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 115—118. (Описаны 2 новых вида с территории ВКМ).

Тарасова Е. М. Новые и редкие для Кировской области сосудистые растения с территории Государственного природного заповедника «Нургуш» // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 141—144. (11 новых и 6 редких видов).

Шадрин В. А. Антропогенная трансформация флоры и критерии ее оценки // Тез. докл. 4-й Рос. универ.-акад. науч.-практич. конф. / Ред. В. А. Журавлев, С. С. Савинский. Ижевск, 1999. Ч. 2. С. 19—20. (Приведен индекс синантропизации для 7 локальных флор).

Шадрин В. А. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестн. Удм. ун-та. Сер. Биол. разнообр. 1999. Вып. 2. № 5. С. 13—33. (Карты распространения 47 видов, пути миграции видов).

Шадрин В. А., Ильминских Н. Г., Боровикова А. Ю. Флора памятника природы «Урочище Валяй», ее ценность и внутренняя неоднородность // Там же. С. 67—92. (Анализ флоры и список 548 видов, в том числе 87 редких).

2000

Бакин О. В., Рогова Т. В., Ситников А. П. Сосудистые растения Татарстана. Казань, 2000. 496 с. (1610 видов природной флоры: обзор флоры, картосхемы местонахождения редких видов).

Баранова О. Г. Предварительные итоги изучения флоры Вятско-Камского междуречья // Матер. Всерос. научн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения проф. А. Д. Фурсаева (21—24 авг. 2000 г., г. Саратов) «Флористические и геоботанические исследования в Европейской России». Саратов, 2000. С. 11—12. (27 новых видов для ВКМ, 26 — для Кировской, 60 — УР, 6 — РТ).

Баранова О. Г. Картосхемы распространения редких растений в Вятско-Камском междуречье. Ижевск, 2000. 181 с. (Показано распространение 407 видов).

Баранова О. Г. Новые и редкие растения Вятско-Камского междуречья // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 129-131. (43 новых и редких аборигенных вида).

Баранова О. Г. Флора Вятско-Камского междуречья и ее истории: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 34 с. (1976 видов из 680 родов и 124 семейств).

Баранова О. Г. Растительность и флора территорий, примыкающих к родникам // Родники Ижевска, Ижевск, 2000. С. 156—169. (Конспект, включающий 342 вида).

Баранова О. Г. Материалы к сравнительному изучению флоры Вятско-Камского междуречья // Матер. V рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы». Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 95—102. (Таксономический анализ флоры региона, насчитывающий 1996 видов, из них 1344 аборигенных).

Баранова О. Г., Жезняковский С. А. Информационная система «Флора Удмуртской Республики» // Там же. С. 344—349. (Характеристика компьютерной базы данных Гербария УдГУ).

Баранова О. Г., Рогова Т. В., Бакин О. В. Флористические находки в Республике Татарстан, Россия // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 4. С. 148—152. (12 новых и новые местонахождения 14 редких видов).

Капитонова О. А. Некоторые результаты изучения семейства рясковых (*Lemnaceae* S. F. Gray) в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 2000. № 5. С. 3—7. (Дана карта распространения *Lemna turionifera*).

Капитонова О. А. Водные растения в гербарном фонде Национального музея // Музей: история и современность. Ижевск, 2000. С. 159—167. (Перечень гербарных образцов; 37 видов).

Капитонова О. А. Редкие виды растений Удмуртии в гербарном фонде Национального музея // Там же. С. 168—194. (Перечень гербарных образцов; 178 видов).

Овеснов С. А. Ботанико-географическое районирование Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2000. Вып. 2. С. 13—21. (Предложено с использованием флористических критериев).

Тарасова Е. М. Конспект флоры сосудистых растений Кирово-Чепецкого района Кировской области. Кирово-Чепецк, 2000. 54 с. (833 вида; описание 16 редких видов; флористическая характеристика 4 существующих и 4 рекомендуемых к охране ООПТ).

Чугайнова Е. Г. Конспект рода *Ranunculus* L. Вятско-Камского края // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2000. Вып. 2. С. 9—12. (49 видов из 10 секций).

Шадрин В. А. Флористические параметры в оценке синантропизации флоры // Матер. V рабоч. совещ. по сравнит. флористике «Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия: достижения, проблемы, перспективы». Ижевск, 1998. СПб., 2000. С. 288—300. (Анализ синантропной фракции 5 локальных флор).

2001

Баранова О. Г. Особенности распространения растений в Вятско-Камском междуречье // Матер. науч. совещ. «Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков». Рязань (29—31 января 2001 г.) / Ред. В. С. Новиков, С. Р. Майоров. М., 2001. С. 17. (343 вида имеют пределы распространения в ВКМ).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н. Новые редкие растения Ижевского пруда // Тез. докл. 5-й Рос. универ.-акад. науч.-практич. конф. Ижевск, 2001. Ч. 6. С. 109—110. (О 6 редких видах Красной книги УР).

Капитонова О. А. К анализу флоры высших водных растений Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 2001. № 7. С. 92—105. (Конспект 54 видов и их анализ).

Капитонова О. А. Находка *Lemna turionifera* (*Lemnaceae*) в Удмуртии // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 3. С. 123—124. (3 местонахождения вида).

Капитонова О. А. О двух гибридогенных видах во флоре Удмуртии // Тез. докл. 5-й Рос. универ.-акад. науч.-практич. конф. Ижевск, 2001. Ч. 6. С. 101—102. (О находках *Nymphaea* × *borealis* E. Camus. и *Potamogeton* × *nerviger* Wolfg.).

Капитонова О. А. Структура гидрофильной флоры Удмуртии // Матер. науч. совещ. «Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков». Рязань (29—31 января 2001 г.) / Ред. В. С. Новиков, С. Р. Майоров. М., 2001. С. 72—74. (53 вида).

Красная книга Кировской области: Животные, растения, грибы / Ред. Л. Н. Добринский, Н. С. Корытин. Екатеринбург, 2001. 288 с. (76 видов для ВКМ).

Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники и грибы / Ред. В. В. Туганаев. Ижевск, 2001. 290 с. (235 видов).

Мельников Д. Г. Состояние и перспективы изучения семейства Яснотковые (*Lamiaceae* Lindl.) в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 2001. № 7. С. 106—124. (Конспект 86 видов семейства губоцветные).

Папченков В. Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 213 с. (Характеристика гидрофильной флоры Вятско-Камского природного района — 207 видов).

Пузырев А. Н., Фролова Е. А., Прохорова Н. Р. Об одичании тладианты сомнительной (*Tladiantha dubua* Bunge) в г. Ижевске // Тез. докл. 5-й Рос. универ.-акад. науч.-практич. конф. Ижевск, 2001. Ч. 6. С. 114—116. (О распространении и натурализации вида в г. Ижевске).

Пузырев А. Н. О расселении адвентивных растений по железным дорогам Удмуртии // Матер. науч. совещ. «Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков». Рязань (29—31 января 2001 г.) / Ред. В. С. Новиков, С. Р. Майоров. М., 2001. С. 114—116. (562 вида заносных растений отмечено на железных дорогах Удмуртии).

Рогова Т. В. Закономерности фиторазнообразия зонального экотона (на примере южной границы Восточно-Европейских хвойно-широколиственных лесов): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2001. 41 с. (Характеристика Вятско-Камского фитоэкологического региона).

Тарасова Е. М. Государственный памятник природы «Медведский бор» // Региональный доклад «О состоянии окружающей природной среды Кировской области в 2000 году». Киров, 2001. С. 131—143. (635 видов; из них 19 видов в Красной книге Кировской обл.).

Тарасова Е. М. Современное состояние редких и охраняемых растений на территории Слободского района Кировской области // Слободской и Слобожане. Слободской, 2001. С. 58—62. (Распространение 15 видов из Красной книги и список 36 редких).

Тарасова Е. М. Предварительные итоги инвентаризации флоры Кировской области // Матер. V регион. науч.-практич. конф. «Вятская земля в прошлом и настоящем». Киров, 2001. С. 111—112. (1491 вид, из них 1018 аборигенных).

Шадрин В. А. Некоторые эколого-ценотические и ландшафтные особенности редких видов растительного покрова Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та 2001. № 7. С. 44—63. (Особенности распространения 32 видов).

Шадрин В. А. Флористические особенности олиготрофных болот близ южного предела их распространения // Там же. С. 64—91. (Анализ видового состава 2 болот в Камбарском районе УР и списки видов).

2002

Баранова О. Г. Местная флора: анализ, конспект, охрана (учебное пособие). Ижевск, 2002. 199 с. (Анализ флоры и аннотированный список 1085 аборигенных видов).

Баранова О. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Высшая растительность и флора Ижевского пруда // Ижевский пруд, 2002. С. 89—117. (Анализ флоры и список 154 аборигенных видов, из них 12 редких, занесенных в Красную книгу УР).

Тарасова Е. М. Государственные памятники природы «Былинское болото» и «Роговское болото» // Региональный доклад «О состоянии окружающей природной среды Кировской области в 2001 году». Киров, 2002. С. 86—94. (Конспект 127 видов и краткая характеристика болот).

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 10) Стр.

ЛИШАЙНИКИ — LICHENES

Solenospora brouardii (de Lesd.) Kotlov **comb. nov**. 104

К ст. О. В. Бородулиной, с. 32

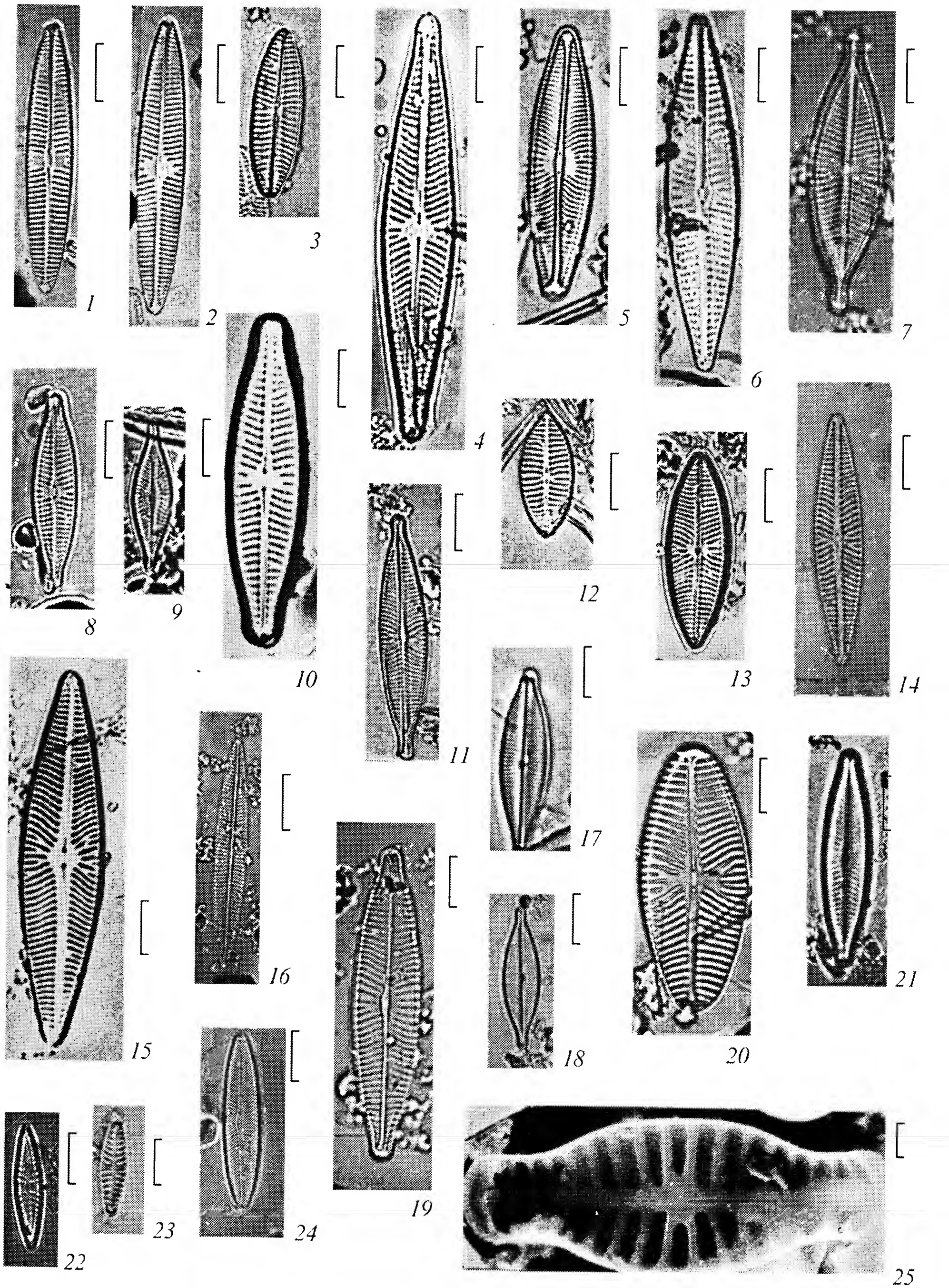


Таблица I.

1 — Navicula tripunctata; 2 — N. margalithii; 3 — N. recens; 4 — N. radiosa; 5 — N. lanceolata; 6 — N. peregrina, 7 — N. rhynchocephala; 8 — N. subrynchocephala; 9 — N. cryptocephala; 10 — N. slesvicensis; 11 — N capitatoradiata; 12 — N. menisculus var. *menisculus; 13 — N. menisculus* var. *upsaliensis; 14 — N. cryptotenella; 15 — N. digitoradiata; 16 — N. duerrenbergiana; 17, 18 — N. gregaria; 19 — N. viridula* var. *rostellata; 20 — N. reinhardtii; 21 — N. oppugnata; 22, 23 — N. costulata; 24 — N. erifuga; 25 — N. capitata. 1—24* — СМ, *25* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—24* — 10 мкм, *25* — 1 мкм.

К с. 35

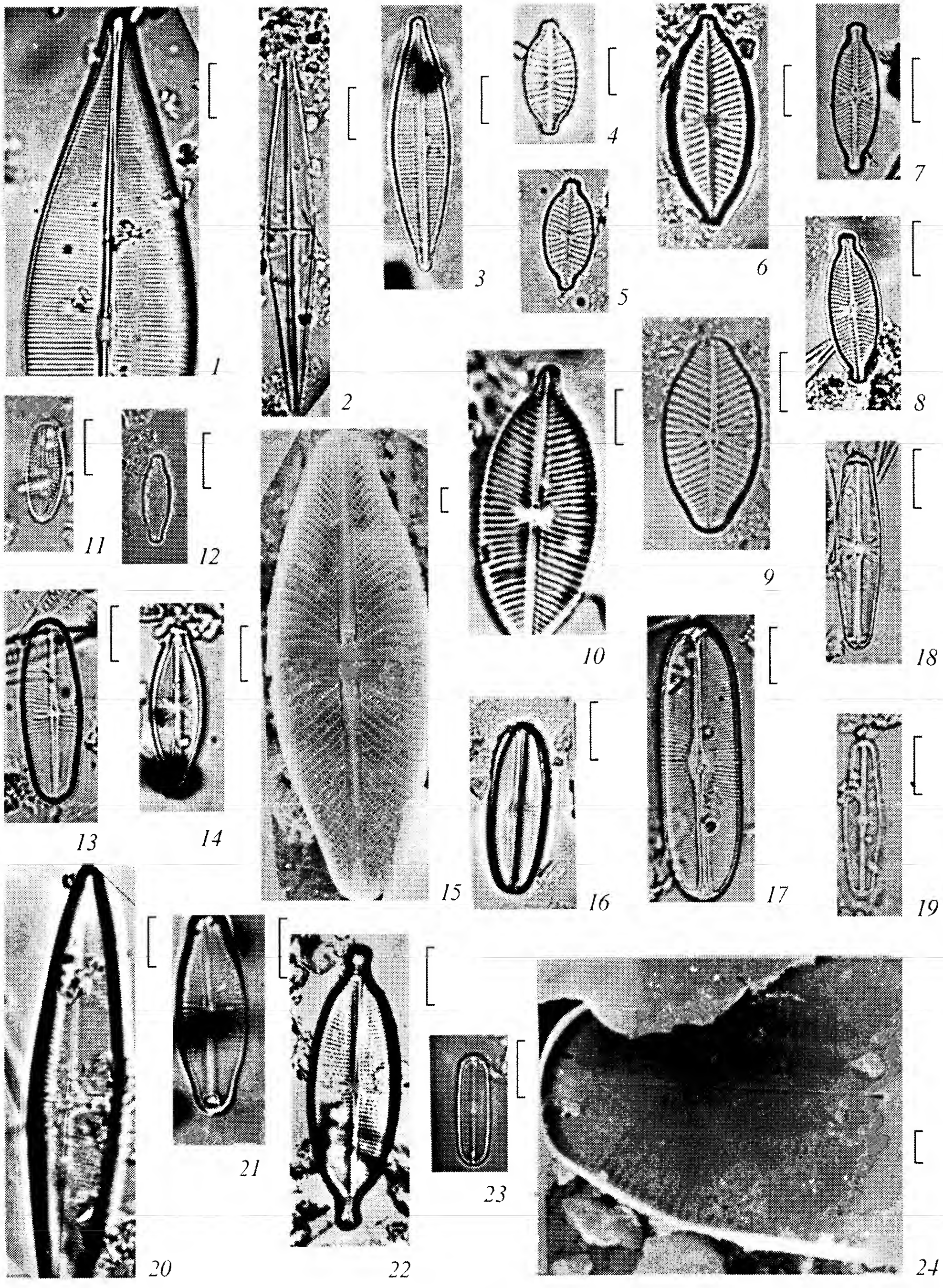


Таблица II.

1 — Navicula cuspidata; 2 — N. spicula; 3 — N. halophila; 4, 5 — N. pseudanglica, 6 — N. clementis; 7, 8 — N. decussis; 9 — N gastrum; 10 — N. placentula, 11 — N. cohnii, 12 — N. suecorum var. *dismutica; 13 — N. protracta, 14, 15 — N. pupula* var. *mutata*; *16, 17 — N. bacillum; 18, 19 — N. pupula* var. *pupula; 20 — N. crucicula; 21 — N. laterostrata; 22 — N. tuscula* var. *stroesei, 23, 24 — N. subhamulata. 1—14, 16—23* — СМ; *15, 24* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—14, 16—23* — 10 мкм; *15, 24* — 1 мкм.

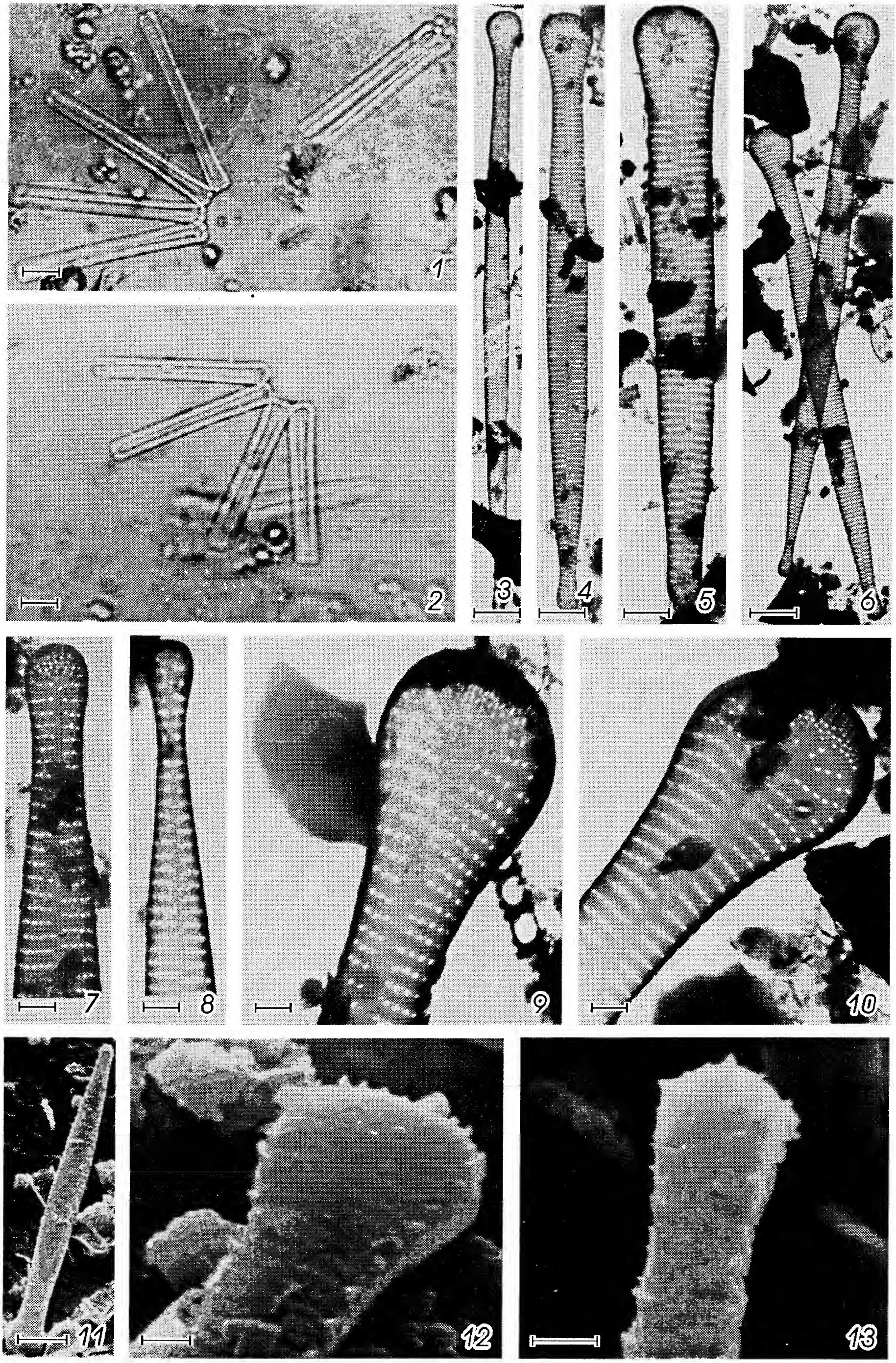


Таблица I. *Asterionella ralfsii.*

1, 2 — колонии; *3—6, 11* — наружная поверхность створки; *7—10* — концы створок с двугубыми выростами; *12, 13* — наружная поверхность концов створок с отверстиями двугубых выростов *1, 2* — СМ; *3—10* — ТЭМ; *11—13* — СЭМ. Масштабная линейка: *1—6, 11* — 10 мкм; *7—10, 12, 13* — 1 мкм.

К с. 101

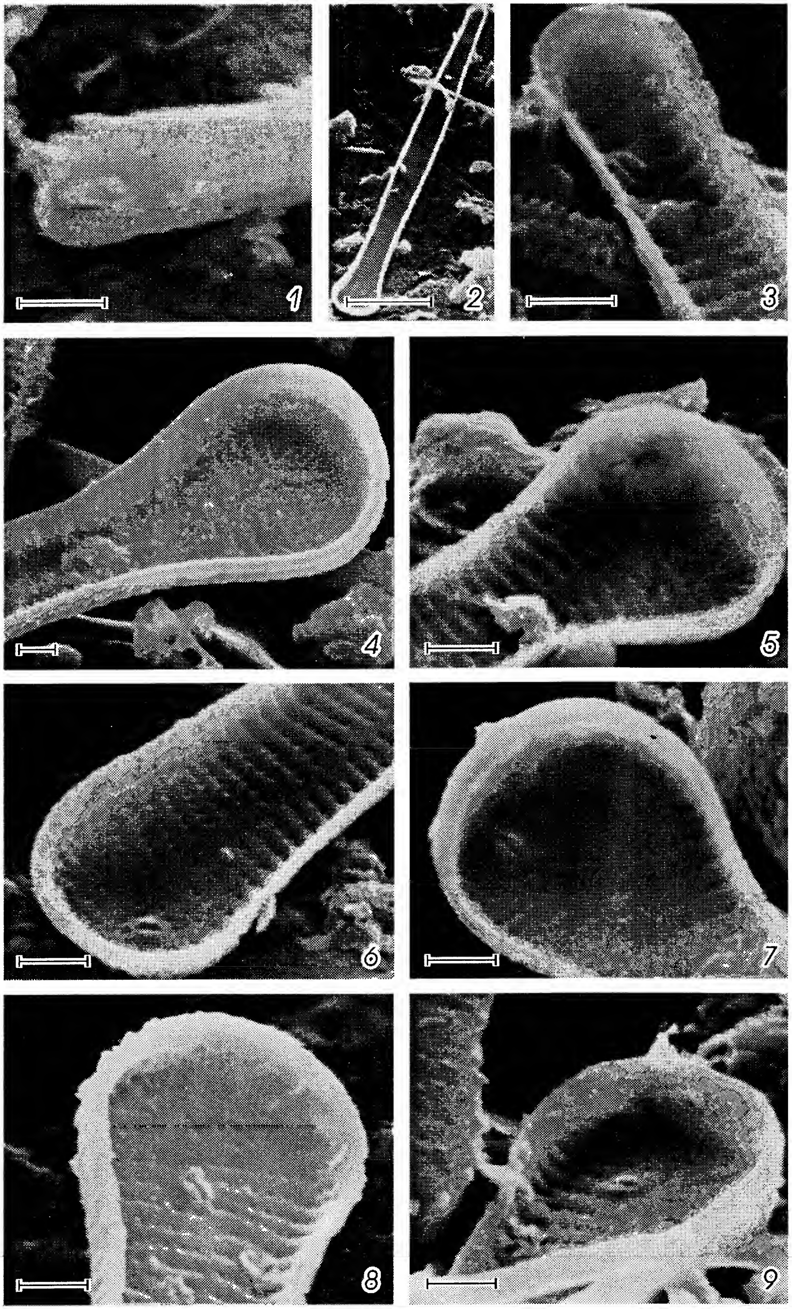


Таблица II. *Asterionella ralfsii.*

1 — наружная поверхность конца створки с шипами; *2* — внутренняя поверхность створки; *3, 5—9* — внутренняя поверхность концов створки с двугубыми выростами; *4* — внутренняя поверхность конца створки без выроста. СЭМ. Масштабная линейка: *1, 3—9* — 1 мкм; *2* — 10 мкм.

CONTENTS

(Botanical Journal. 2003. Vol. 88. N 10)

Page

Vassilyev A. E. Why is nectar exuded? On the mechanism of nectar release 1
Khitun O. V. Analysis of the intralandscape structure of the flora of the Khalmeryakha River middle reaches (West Siberian Arctic) 9

COMMUNICATIONS 31

Borodulina O. V. The genus *Navicula* (*Bacillariophyta*) in the waterbodies of the Northern Kazakhstan 31
Malysheva N. V. Lichens of smaller towns of the North-Western Russia 40
Mavrodiev E. V., Alexeev Yu. E. Morphological and biological peculiarities of the genus *Cryptobasis* (*Iridaceae*) in the context of its taxonomy 50
Polozhiy A. V. On the problem of the origin and evolution of the genus *Oxytropis* (*Fabaceae*) 55
Tikhonova I. V. Insular population of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) in Shira Steppe (Khakasia) 60
Savva Yu. V., Vaganov E. A., Milyutin L. I. Response of *Pinus sylvestris* provenances to changes of climatic factors 68
Liksakova N. S. The oak forests of the Volkhov River flood-plain 82
Neshataeva V. Yu., Kukurichkin G. M. Rare communities of *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) in the Kikhchik River basin (Western Kamchatka) 90

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 100

Genkal S. I., Kulikovskyi M. S. *Asterionella ralfsii* (*Bacillariophyta*): morphology, ecology and distribution 100
Kotlov Yu. V. Type specimens of the lichen family *Catillariaceae* in the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE) 103
Tatanov I. V. On the distribution of *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) in the East Europe .. 106
Byalt V. V. Note on *Hylotelephium decumbens* (*Crassulaceae*) 111

FLORISTIC FINDINGS 115

Blinkova O. V., Urbanavichene I. N., Urbanavichus G. P. New and rare lichen species from the Caucasus (Teberdinsky Nature Reserve) 115
Fedotov Yu. P., Evstigneev O. I. Records of rare species of orchids (*Orchidaceae*) in Bryansk Region 118
Popova O. A., Kirillova N. K., Andrievskaya E. A. Floristic records in Chita Region 121
Rubtsova T. A., Antonova L. A., Starchenko V. M. Vascular plant species new and rare to the flora of Jewish Autonomous Region 123
Bliznyuk T. N. Species of vascular plants new to Norsky State Nature Reserve (Amur Region) .. 128
Ebel A. L., Ebel T. V. Floristic records in the Eastern Kazakhstan 131

CHROMOSOME NUMBERS 136

Pimenov A. V., Sedelnikova T. S. Chromosome numbers of some *Cupressaceae* and *Pinaceae* species 136
Muratova E. N., Ekimova N. V., Karpjuk T. V. The karyotype of *Amygdalus pedunculata* (*Rosaceae*) 137

HISTORY OF SCIENCE 142

Golubkova N. S. Vsevolod Pavlovich Savicz (1885—1972) — the scientist and the leader of research in cryptogamic botany 142
Rodionenko G. I. Reminiscences of F. S. Pilipenko (1913—1980) 150

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 152

Baranova O. G. Bibliographic list of the basic publications on the flora of the Vyatka-Kama interfluve for the last 10 years (1993—2002) 152
Index of new plant names 160

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 10)

Стр.

Васильев А. Е. Почему выделяется нектар? О механизме нектаровыделения 1
Хитун О. В. Анализ внутриландшафтной структуры флор на примере локальной флоры среднего течения реки Хальмеръяха (Западносибирская Арктика) 9

СООБЩЕНИЯ 31

Бородулина О. В. Род *Navicula* (*Bacillariophyta*) в водоемах Северного Казахстана 31
Малышева Н. В. Лишайники малых городов Северо-Запада России 40
Мавродиев Е. В., Алексеев Ю. Е. Морфолого-биологические особенности рода *Cryptobasis* (*Iridaceae*) в связи с его систематикой 50
Положий А. В. К вопросу о происхождении и эволюции рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) 55
Тихонова И. В. Островная популяция *Pinus sylvestris* в Ширинской степи (Хакасия) . . . 60
Савва Ю. В., Ваганов Е. А., Милютин Л. И. Особенности реакции различных климатипов *Pinus sylvestris* на изменение климатических факторов 68
Ликсакова Н. С. Дубравы поймы реки Волхов 82
Нешатаева В. Ю., Кукуричкин Г. М. Редкие сообщества *Alnus hirsuta* (*Betulaceae*) в бассейне реки Кихчик (Западная Камчатка) 90

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 100

Генкал С. И., Куликовский М. С. *Asterionella ralfsii* (*Bacillariophyta*): морфология, экология и распространение 100
Котлов Ю. В. Типовые образцы лишайников семейства *Catillariaceae* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) 103
Татанов И. В. О распространении *Bolboschoenus glaucus* (*Cyperaceae*) в Восточной Европе 106
Бялт В. В. Заметка о *Hylotelephium decumbens* (*Crassulaceae*) 111

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 115

Блинкова О. В., Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. Новые и редкие виды лишайников с Кавказа (Тебердинский заповедник) 115
Федотов Ю. П., Евстигнеев О. И. Находки редких видов орхидных (*Orchidaceae*) в Брянской области 118
Попова О. А., Кириллова Н. К., Андриевская Е. А. Флористические находки в Читинской области 121
Рубцова Т. А., Антонова Л. А., Старченко В. М. Новые для флоры Еврейской автономной области виды сосудистых растений 123
Близнюк Т. Н. Новые виды сосудистых растений для Норского государственного природного заповедника (Амурская область) 128
Эбель А. Л., Эбель Т. В. Флористические находки в Восточном Казахстане 131

ЧИСЛА ХРОМОСОМ 136

Пименов А. В., Седельникова Т. С. Числа хромосом представителей семейств *Cupressaceae* и *Pinaceae* 136
Муратова Е. Н., Екимова Н. В., Карпюк Т. В. Кариотип миндаля черешкового *Amygdalus penduncululata* (*Rosaceae*) 142

ИСТОРИЯ НАУКИ 142

Голубкова Н. С. Всеволод Павлович Савич (1885—1972) — ученый и организатор научных исследований в области криптогамной ботаники 142
Родионенко Г. И. Воспоминания о Ф. С. Пилипенко (1913—1980) 150

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 152

Баранова О. Г. Библиографический список основных публикаций по флоре Вятско-Камского междуречья за последние 10 лет (с 1993 по 2002 г.) 152
Указатель новых названий растений 160

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 10. 1—160.